Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXI

FASCICULE 4 ET DERNIER

A. SCHILLING

L'ORGANE DE JACOBSON DU LÉMURIEN MALGACHE MICROCEBUS MURINUS (MILLER, 1777)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1970

BIBL. DU MUSÉUM Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie. Tome LXI. Fascicule 4. — 1970

L'ORGANE DE JACOBSON DU LÉMURIEN MALGACHE MICROCEBUS MURINUS (MILLER, 1777)

par

A. SCHILLING

(Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum)

SOMMAIRE

I. — **Aperçu historique** 206

II. — **Description de l'organe et de ses communications** 208

A) Constitution de l'organe 208

B) Anatomie et histologie des communications 208

1° — Canal évacuateur 208

2° — Formations externes 213

3° — Fente naso-palatine 213

C) Support cartilagineux 218

D) Anatomie microscopique du revêtement épithélial 224

1° — Structure et comparaison avec l'épithélium de la muqueuse olfactive 224

2° — Le récepteur sensoriel 230

E) Particularités de la région basale 233

F) Anatomie et histologie du chorion 234

1° — Structure du chorion 234

2° — Glandes 234

3° — Vascularisation 239

4° — Innervation 242

a) Nerf voméro-nasal 244

b) Ramifications du nerf sphéno-palatin 244

c) Ramifications du nerf terminal 248

d) Les deux problèmes posés par l'innervation de l'organe de Jacobson. 252

— Les terminaisons libres 252

— Le plexus périphérique 252

e) Conclusions 252

III. — **Eléments pour une comparaison quantitative avec d'autres Mammifères.** 253

A) Communications de l'organe de Jacobson 253

B) Appareil sensoriel de l'organe de Jacobson 256

1° — Comparaison de Negus 256

2° — Calcul du nombre de récepteurs 256

a) Technique utilisée 256

— Développement de la surface sensorielle 256

— Représentation de la variation de la densité des neurones 257

— Calcul du nombre probable de récepteurs par unité de surface épithéliale 257

— Calcul du nombre total des récepteurs 259

b) Résultats 259

— Densité des récepteurs dans l'organe de Jacobson 260

— Vérification du schéma théorique des récepteurs 260

— Variation du nombre des récepteurs 261

— Comparaison avec la muqueuse olfactive .....

BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

IV. — **Importance phylogénique des formations voméro-nasales** 262
A) Le cartilage para-septal 262
B) Le cartilage palatin 263
V. — **Considérations fonctionnelles** 264
A) Voies d'alimentation de l'organe de Jacobson 264
1° — Comparaison des connections chez certains Mammifères 264
a) Voies de communications 264
b) Fonctionnement des communications 264
2° — Cas du Microcèbe 264
a) Voies de communications 267
b) Fonctionnement 267
B) Fonctionnement périodique de l'organe de Jacobson 267
1° — Le système de pompage 268
2° — Preuves expérimentales du fonctionnement alternatif 269
C) Hypothèses de fonctionnement 269
1° — Déclenchement 270
2° — Mise en condition végétative de l'organe de Jacobson 271
3° — L'analyse sensorielle 271
VI. — **Rôles possibles de l'organe de Jacobson** 272
A) Organe de Jacobson et physiologie des communications 274
1° — Analyse de substances provenant des fosses nasales 274
1° — Analyse de substances provenant de la cavité buccale 274
B) Organe de Jacobson et comportement 274
1° — Nutrition 275
2° — Sexualité 275
3° — Autres hypothèses 276
Conclusion 277
Bibliographie 278
279

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Que M. le Professeur PRENANT, qui a bien voulu accepter la présidence du jury de cette thèse, qui m'a donné le goût de l'histologie et m'a enseigné ses méthodes, trouve ici l'expression de mon admiration et de ma profonde gratitude.

M. le Professeur COUTEAUX m'a conseillé et encouragé tout au long de mon travail ; je tiens à l'assurer de ma vive reconnaissance.

Je remercie le Dr. J. J. PETTER à qui je suis redevable de l'orientation de mes recherches.

Les Microcèbes utilisés pour la réalisation de ce travail proviennent de l'animalerie des Dr. A. et J. J. PETTER ; je leur sais gré de les avoir mis à ma disposition.

M. le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE m'a aimablement hébergé dans son laboratoire à Brunoy et m'a guidé pour la publication de cette thèse; qu'il veuille accepter mes remerciements.

J'aurai enfin à cœur de ne pas omettre l'aide et les encouragements que m'ont prodigués, dans la réalisation de cette thèse, tous mes collègues et amis du Laboratoire d'Ecologie Générale.

Source : MNHN, Paris

I. — APERÇU HISTORIQUE

L'organe voméro-nasal a été découvert en 1703 par Ruysch qui le considérait comme un simple diverticule de la cavité nasale.

Dès 1811, Jacobson décrit parfaitement « un sac long et étroit de substance plus ou moins glandulaire enveloppé dans un étui cartilagineux de même forme et couché sur le plancher de la narine, de chaque côté et tout près de l'arête sur laquelle vient se poser le bord inférieur de la portion cartilagineuse de la cloison du nez » et entreprend chez divers animaux une description comparée qui restera fondamentale. Jacobson associe l'organe, qui dès lors portera son nom, au canal de Stenson, insiste sur l'aspect glandulaire de la muqueuse et sur l'autonomie de la branche du nerf olfactif qui y parvient ; il conclut à une modification particulière du sens de l'odorat fondée sur une structure à la fois secrétoire et sensorielle, la fonction secrétoire servant à préparer quelque action sensitive sur laquelle, prudemment, il ne se prononce pas.

Vers la fin du XIX^e^ siècle, les observations se multiplient ; l'organe est retrouvé, plus ou moins développé, chez à peu près tous les Vertébrés à partir des Poissons où il reste cependant rudimentaire.

Quand il manque dans les formes adultes, ce qui est le cas des Crocodiles, des Oiseaux, de la plupart des Mammifères aquatiques et des Primates supérieurs, il semble devoir exister au stade embryonnaire (Ganin 1890 et Plate 1924 chez les Oiseaux, de nombreux auteurs cités par Pearlman 1934 chez le fœtus humain). Il faut noter à ce propos que selon Pearlman, Kölliker 1877 et Potiquet 1891 l'ont observé chez l'Homme adulte lui-même.

De l'abondante littérature consacrée à l'organe de Jacobson, les auteurs les plus souvent cités sont les suivants :

— Pour la morphologie (chez les Mammifères) :
Travaux d'ensemble : Mihalkovics (1899), Zuckerkandl (1910), Negus (1958).
Histologie : Brunn (1892), Lenhössek (1892), Kolmer (1927).
Structure cartilagineuse : Christie Linde (1914) et Broom (1915).
Innervation : MacCotter (1912), Huber & Guild (1913), Pearson (1941), Larsell (1950).
Bulbe olfactif accessoire : G. Mann (1961) et Stephan (1965).

— Pour la physiologie et les hypothèses fonctionnelles :
Chez les Reptiles : Wilde (1938), Tucker (1965), Naulleau (1960).
Chez les Mammifères : Broman (1920), Kerkhoff (1924), Hamelin (1929), Planel (1951 & 1953), Poduschka (1968).

En ce qui concerne les Primates, si l'on excepte l'Homme, la bibliographie est curieusement pauvre ; pourtant Gratiolet avait donné dès 1845 un dessin des nerfs de l'organe d'un Lémur ainsi que d'un Cercopithèque et rapporté sa présence chez le Aye-Aye (*Daubentonia*). Frets (1914) le signale chez *Propithecus*, *Tarsius spectrum* et à l'état de rudiment chez *Macaccus cynomegalus* ; la même année Christie Linde, dans une étude comparée des formations paraseptales, en montre deux coupes chez *Cheirogaleus*. Il a enfin été observé chez *Galago senegalensis* (Eloff 1951).

Ces rares observations semblent néanmoins montrer la constance de l'organe de Jacobson chez les Prosimiens adultes qui, par ailleurs, se distinguent dès autres Primates à la fois par leur rhinarium, la structure macrosmatique de leur appareil olfactif et par le rôle capital que joue l'olfaction dans leur comportement (le marquage, par exemple).

Seules des études morphologiques un peu détaillées apporteront tant au physiologiste qu'à l'éthologiste les éléments à partir desquels sera résolue l'énigme que pose, pour l'instant, le fonctionnement et le rôle de ce curieux organe.

Source : MNHN, Paris

De la même manière seront un jour éclaircis les problèmes de l'étroite parenté de l'anatomie voméro-nasale entre certains Insectivores et Prosimiens (Christie Linde 1914 et Broom 1915), de l'évolution de l'organe dans l'ordre des Primates et même dans la série entière des Vertébrés.

La famille des Lémuridés et plus précisément la sous-famille des Cheirogalinés offre, pour l'étude de ces formations chez les Prosimiens, l'avantage d'un développement particulièrement important. Nous l'avons entreprise chez plusieurs exemplaires de *Microcebus murinus* (Miller 1777) au moyen de coupes sériées effectuées dans les plans transversaux, frontaux et sagittaux.

La structure anatomique de l'organe, notamment sa région antérieure, a été reconstituée dans l'espace à l'aide de ces séries dont deux d'entre elles, transversales, obtenues à partir de pièces fixées au formol et décalcifiées au complexon, ont été coupées à 7 μ après une inclusion mixte à la celloïdine-paraffine, colorées par différents trichromes (de Masson, de Prenant, de Cajal) photographiées, agrandies et reprojetées sur calque pour aboutir au dessin d'ensemble de la figure 4. Les détails de l'armature cartilagineuse ont été facilement mis en évidence grâce au bleu alcian ou à la fuschine basique et ceux du système vasculaire par l'orange G de l'Azan par exemple, coloration qui a donné en outre la meilleure définition cytologique. L'analyse histochimique des sécrétions glandulaires voméronasales a été pratiquée avec les méthodes habituelles. Enfin plusieurs colorants du système nerveux périphérique ont été essayés afin de préciser la structure et la densité des récepteurs sensoriels de l'organe et de discriminer les différentes composantes de son innervation ; la méthode de Bielschowsky sur bloc s'est révélée la plus efficace.

Source : MNHN, Paris

II. — DESCRIPTION DE L'ORGANE ET DE SES COMMUNICATIONS

A) CONSTITUTION DE L'ORGANE

Formation paire et symétrique (Fig. 2, A) occupant les 2/3 antérieurs de la base du septum, au niveau de son insertion sur le plancher des fosses nasales (Fig. 1), l'organe de Jacobson du Microcèbe mesure environ 8 mm, soit plus du quart de la longueur de la tête, des narines à l'occiput (Fig. 2, B). Il consiste en une paire de longues poches épithéliales borgnes à leur extrémité postérieure, s'ouvrant en avant dans les communications naso-palatines.

Ces poches, tubulaires, sont assez remarquablement rectilignes, aussi bien dans le plan frontal (Fig. 2, C) que dans le plan sagittal où elles n'accusent que la légère courbure de la voûte palatine.

Leur section, par contre, n'offre pas une forme régulière (Fig. 2, A) ni un diamètre constant ; celui-ci, mesuré selon son grand axe, passe de 100 μ environ dans la portion toute antérieure de l'organe où l'épithélium est indifférencié à 300-350 μ vers son deuxième tiers pour diminuer ensuite et se réduire à moins de 50 μ à son extrémité postérieure.

Chacune des deux poches est protégée par une capsule cartilagineuse : le cartilage para-septal, séparé du cartilage de la cloison et disposé de chaque côté du plan de symétrie sagittal occupe par une ossature lamellaire.

Les cartilages paraseptaux s'enroulent dos à dos autour des tubes qu'ils isolent presque complètement du tissu septal ; à l'extérieur ils sont recouverts par la muqueuse pituitaire qu'ils déforment en un bourrelet très visible dans les fosses nasales de chaque côté de la base de la cloison (Fig. 1, 2 A, 2 D).

Il est à noter que les bourrelets contenant l'organe de Jacobson sont entièrement situés dans la zone respiratoire de la cavité nasale, en avant et au-dessous de la muqueuse olfactive non seulement du septum, mais aussi des maxillo-turbinaux, les seuls cornets totalement dépourvus d'épithélium sensoriel (Fig. 1). Ainsi l'organe de Jacobson se présente, par sa structure et par sa topographie, comme un organe isolé, n'entretenant avec les fosses nasales que des rapports de contiguïté (Fig. 2, A).

B) ANATOMIE ET HISTOLOGIE DES COMMUNICATIONS

1° — CANAL ÉVACUATEUR

Chacune des deux cavités voméro-nasales s'ouvre séparément dans la communication naso-palatine homolatérale par un canal évacuateur extrêmement court, mais qu'on peut cependant individualiser par sa structure histologique et par le fait que, situé dans un plan transversal, il est perpendiculaire à la fois à l'axe de l'organe et à celui de la communication naso-palatine, qui sont, eux, longitudinaux (Fig. 3).

A l'extrémité antérieure de l'organe, le canal évacuateur forme un prolongement qui, sur 150 à 250 μ, se fusionne avec le sommet du passage naso-palatin (Fig. 3, A), à mi-chemin de son trajet, c'est-à-dire à 600/700 μ au-dessus du palais. Comme tout le reste de l'anatomie de l'organe voméro-nasal, la configuration du canal évacuateur est étroitement liée à celle du cartilage para-septal. Il a en avant une direction oblique en bas et en dehors, puis horizontale, enfin plus en arrière, il est oblique en dehors (Fig. 3, B), mais en haut, selon une rotation dans le plan transversal qu'effectue aussi le cartilage ; quant à son ouverture, elle est large en avant (Fig. 3, B) (70 μ) mais se rétrécit progressivement (Fig. 3, B) en arrière jusqu'à ce que l'organe soit isolé (Fig. 4).

Par le passage naso-palatin l'organe de Jacobson est indirectement en relation à la fois avec les cavités buccale et nasale. Cette communication qui monte obliquement de bas en haut

Source : MNHN, Paris

FIG. 1.

Voûte nasale et boîte crânienne.

Lame criblée.

Plancher des fosses nasales et palais.

Os spongieux.

Epithélium respiratoire des fosses nasales.

Epithélium olfactif des fosses nasales.

FIG. 2. — A : Coupe transversale du rhinarium au niveau des canines, montrant le rapport de l'organe de Jacobson avec les fosses naxales (b : déformation en bourrelet due à l'organe ; mt : maxillo-turbinal).

B : Dissection de l'organe de Jacobson montrant l'importance de son développement.

C : Formations voméro-nasales coupées dans le plan frontal. La flèche indique l'entonnoir creusé dans le plancher des fosses nasales et au fond duquel se situe l'orifice interne de la fente naso-palatine.

D : Dissection de l'organe de Jacobson. Les cornets du rhinarium droit seul ont été extraits (b : bourrelet de l'organe ; s : septum nasal encore en place en arrière de l'organe ; lt : lamina terminalis).

FIG. 3. — Canal évacuateur de l'organe de Jacobson, A : sur une coupe frontale, B : sur une coupe transversale.

o : lumière de la portion toute antérieure de l'organe droit ; f : fente naso-palatine ; cps : cartilage paraseptal (partie antérieure en « faucille ») ; cp : cartilage du canal naso-palatin ; v : carrefour vasculaire.

Les organes de la figure B ont leurs ouvertures dans la fente naso-palatine légèrement décalées, l'organe droit (o) s'ouvrant plus en avant que le gauche est donc coupé plus postérieurement que l'autre, ce qui permet de constater à la fois le changement d'orientation et le rétrécissement du canal évacuateur d'avant en arrière.

On notera, sur la coupe frontale, la présence de formations pigmentaires dans la couche basale de l'épithélium malpighien.

Source : MNHN, Paris

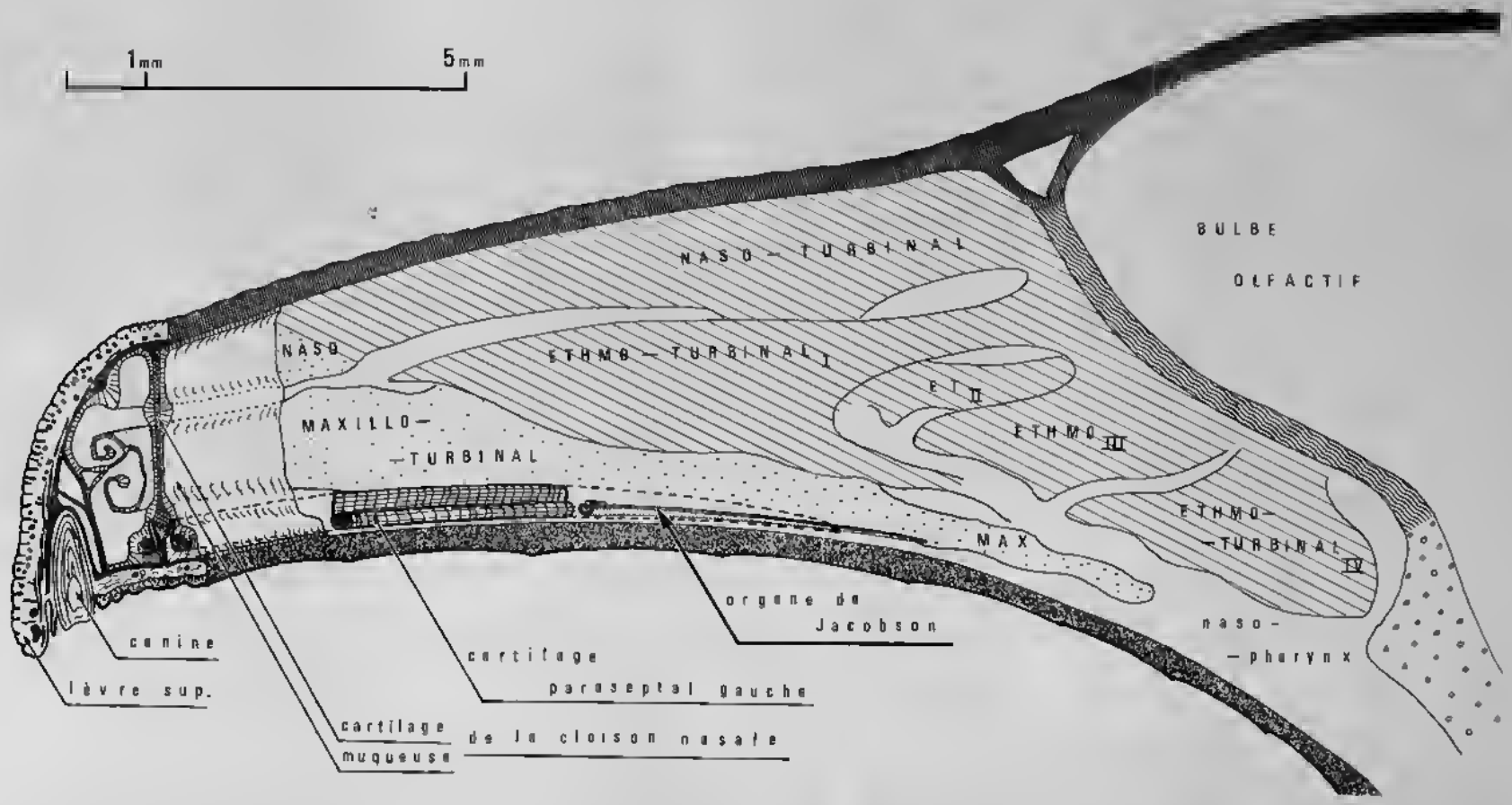


FIG. 1.

Source : MNHN, Paris

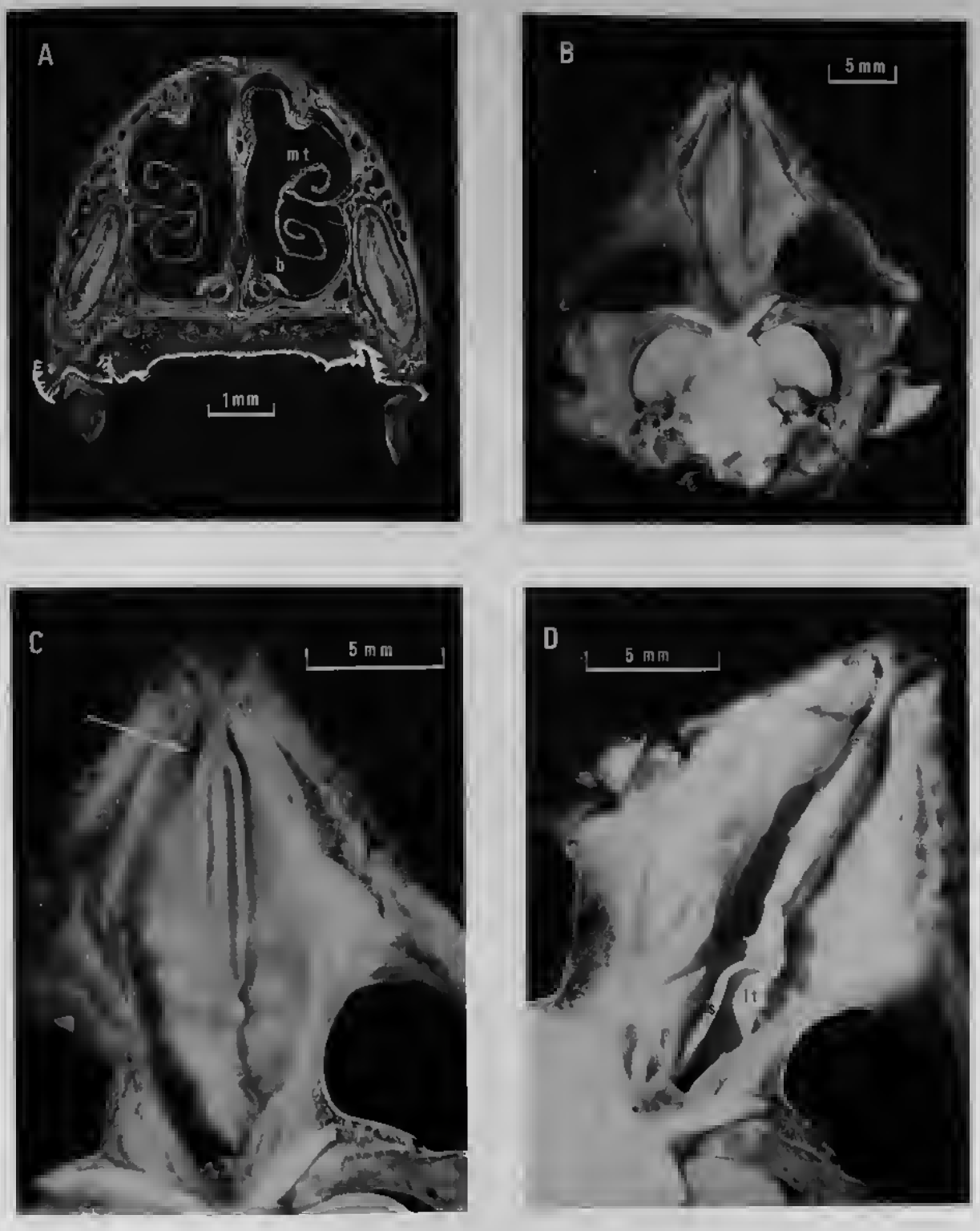


FIG. 2.

BIBL DU MUSEUM D HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

FIG. 3.

Source : MNHN, Paris

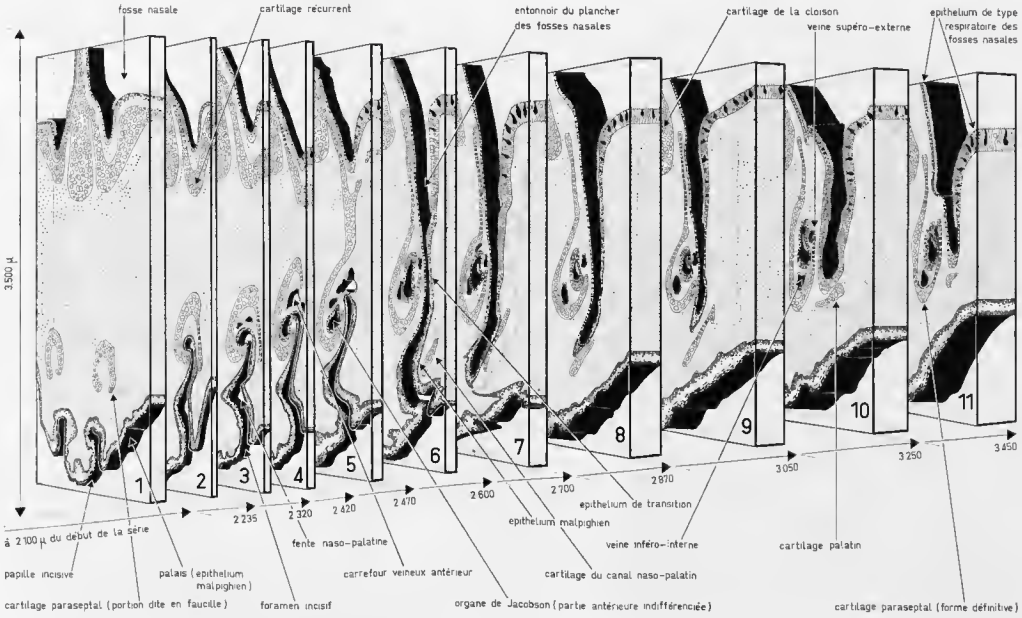


FIG. 1. Région des communications vomëro-nasales et naso-palatines gauches du Microcèbe, reconstituées sous forme de blocs diagrammes.

Source : MNHN, Paris

et d'avant en arrière, depuis le palais jusqu'au plancher des fosses nasales, appelé d'abord canal incisif de Steno, puis indifféremment canal de Stenson ou canal naso-palatin, est en fait une fente que l'on peut suivre longitudinalement sur 600 à 700 μ. Sa forme et son trajet ne sont pas simples. La Fig. 4 montre quelques coupes caractéristiques d'une série frontale à partir de laquelle a été dessiné un ensemble de blocs diagrammes destinés à reconstituer dans l'espace cette région importante des communications antérieures.

Ces blocs diagrammes ont été construits en projetant les coupes obliquement et à des distances croissantes de façon à obtenir une double perspective dans le plan transversal et dans le plan longitudinal. Les coupes intéressantes étant trop rapprochées pour obtenir une représentation claire en respectant les proportions, il a fallu agrandir le plan longitudinal 4 fois plus que le plan transversal.

2° — FORMATIONS EXTERNES

La fente naso-palatine débute au foramen incisif.

A l'extrémité antérieure de la voûte palatine, dans le diastème séparant les deux premières incisives (Fig. 5, A), il existe une dépression grossièrement circulaire d'un diamètre de 8/10e de millimètre, la fossette ou papille incisive, creusée de chaque côté par 2 gouttières indépendantes en demi-cercle (Fig. 5, B). C'est dans la partie antérieure de chacune de ces gouttières que se situent les foramens incisifs, c'est-à-dire les ouvertures palatines des fentes ou canaux de Stenson.

Sur un des clichés de la figure 5 on notera, par ailleurs, que le champ cutané médian sous-nasal est glabre par rapport aux lèvres supérieures qu'il repousse latéralement et qu'ainsi, il relie directement l'extrême pointe du museau au palais, précisément devant la fossette incisive. On remarquera, en outre, qu'une fente ou une gouttière impaire descend au milieu de ce champ pour se terminer à quelques dixièmes de millimètre en avant et au-dessus des deux gouttières de la fossette incisive. Dans leur ensemble, gouttières incisives et gouttière médiane dessinent un « Y » dont le pied se situe en dehors de la cavité buccale et les branches à l'intérieur.

Les foramens incisifs, obliques en avant et en dedans, forment 2 fentes étroites (700 μ × 30 à 80 μ) en partie recouvertes en arrière par la lèvre interne des gouttières (Fig. 6, A & B): on distingue nettement à la loupe leurs extrémités antérieures très proches l'une de l'autre (150 μ) (Fig. 5, B & C).

3° — FENTE NASO-PALATINE

L'obliquité des foramens et la structure complexe du support cartilagineux de l'organe (que nous étudierons par la suite) donnent à la fente naso-palatine une forme contournée à la fois dans le plan transversal (Fig. 6, A ; Fig. 4), où elle dessine un « S » et dans le plan sagittal où elle forme un recessus postérieur sous le cartilage paraseptal (Fig. 6, C). Enfin sa largeur, quoique très irrégulière, n'est jamais inférieure à celle du foramen lui-même (30 μ environ).

La fente naso-palatine débute en avant de la pointe du cartilage paraseptal (Fig. 5, C), soutenue en arrière par un cartilage qui lui est propre, le cartilage du canal naso-palatin (coupe sagittale : Fig. 6, C ; transversale : Fig. 6, B ; frontale : Fig. 6, D).

Elle monte d'abord sous le cartilage paraseptal, sa portion antérieure allant se loger dans la coque à concavité inférieure où se fait la communication avec l'organe de Jacobson (Fig. 3, B), puis latéralement (Fig. 6, B) pour rejoindre l'entonnoir qui creuse le plancher des fosses nasales au niveau de l'orifice nasal de la fente (Fig. 2, C ; Fig. 4).

En fait, la jonction naso-palatine se fait autant par cette dépression que par ascension de la fente. De cette manière l'organe de Jacobson, qui, dans toute sa partie moyenne se situe au niveau du plancher nasal, se trouve juste après la jonction plus haut que celui-ci, parce que la dépression descend plus bas que l'organe (voir plus loin Pl. II, 11).

Les déformations dues au traitement rendent tout à fait aléatoires les mensurations faites sur des coupes histologiques. C'est pourquoi, considérées en elles-mêmes, les valeurs trouvées (valeurs extrêmes ou moyenne des valeurs) n'ont qu'un intérêt indicatif ; par contre, comparées

Source : MNHN, Paris

FIG. 5. — A : Champ nasal et diastème incisif.

B : Fossette incisive.

C : Coupe transversale de la partie antérieure de la fossette incisive ; les foramens y sont plus largement ouverts qu'en arrière (Fig. 6). (C : Canal naso-palatin. F : Foramen incisif. PS : Extrémité antérieure du cartilage paraseptal).

FIG. 6. — Communication naso-palatine.

A : Trajet contourné de la fente dans le plan transversal.

B : Jonction de la fente naso-palatine et de l'entonnoir du plancher des fosses nasales sur une coupe transversale.

C : *Idem* sur une coupe sagittale.

D : Communication naso-palatine coupée obliquement sur le plan frontal.

(J : lumière de l'organe de Jacobson. E : entonnoir du plancher des fosses nasales. C : fente ou canal naso-palatin. F : foramen incisif. R : recessus postérieur de la fente naso-palatine. P : apophyses palatines des prémaxillaires. LT : lame transversale antérieure. CF : portion « en faucille » du cartilage paraseptal. CC : cartilage du canal naso-palatin).

FIG. 7. — Histologie de la communication naso-palatine. Hématoxyline de Groat — Bleu Alcian — Erythrosine — Vert lumière. × 500.

(INT : paroi interne de la communication. EXT : paroi externe de la communication. FNP : fente naso-palatine. EFN : entonnoir du plancher des fosses nasales).

A : épithélium stratifié squameux de type épidermoïde avant l'abouchement du canal évacuateur de l'organe de Jacobson dans la fente naso-palatine.

B : Après l'abouchement de l'organe. *Au-dessous* de la jonction naso-palatine : épithélium de transition. *Au-dessus* de la jonction : épithélium squameux simple sur la paroi interne, épithélium pseudo-stratifié sur la paroi externe.

Source : MNHN, Paris

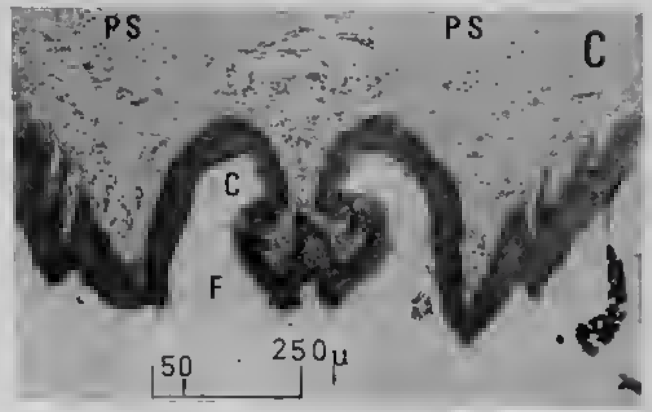


Fig. 5.

Source · MNHN, Paris

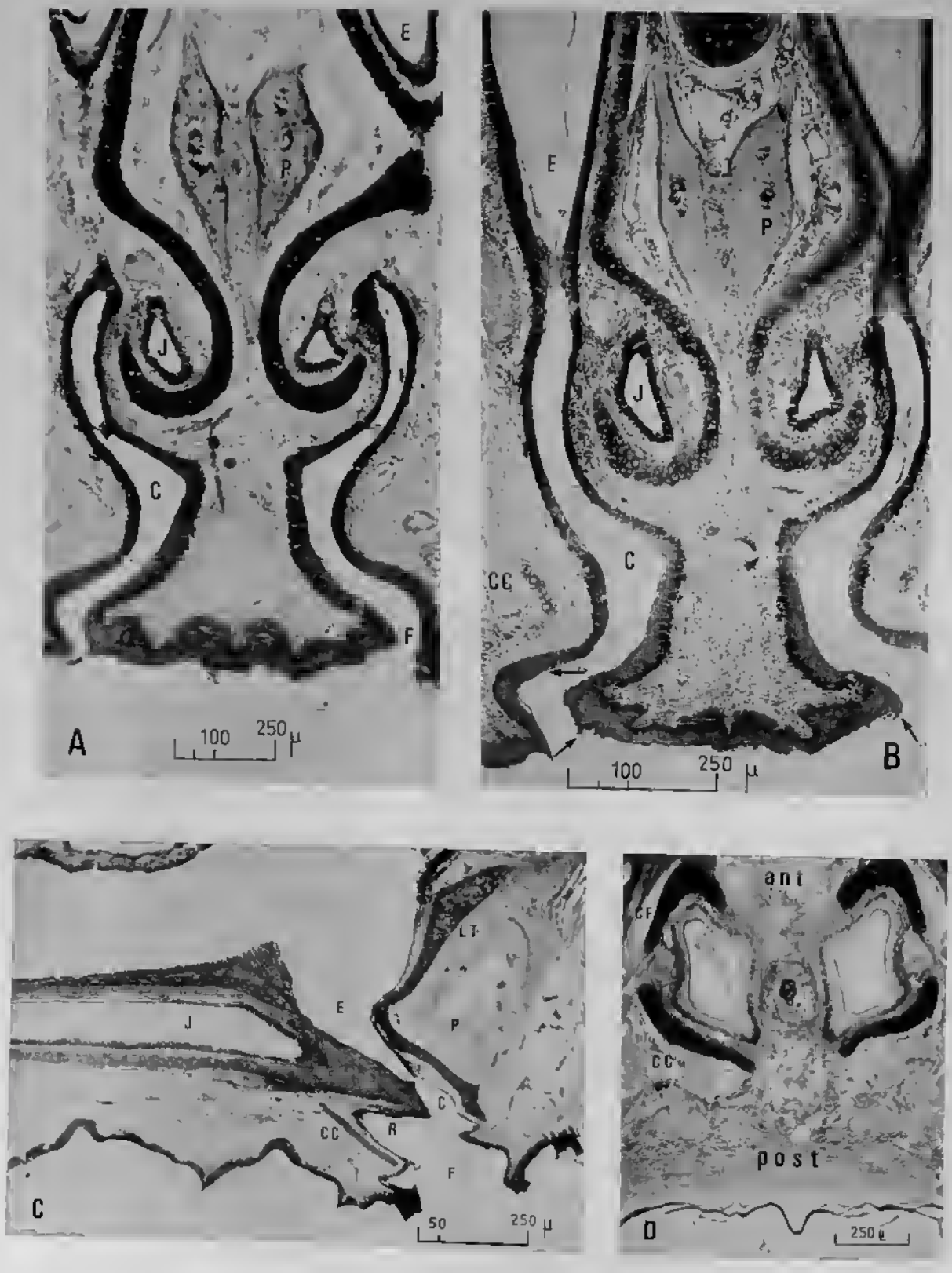


FIG. 6.

Source : MNHN, Paris

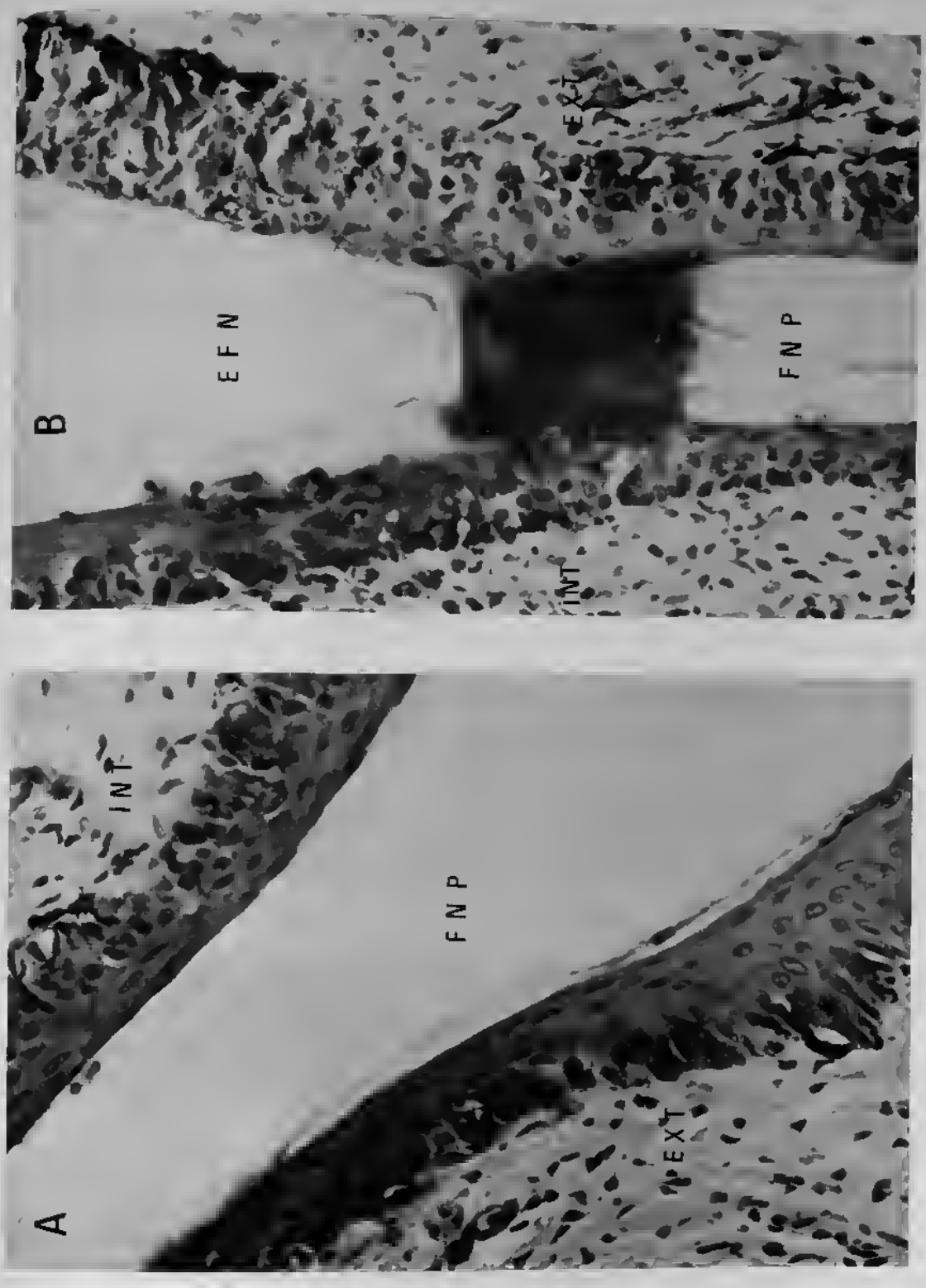


FIG. 7.

Source : MNHN, Paris

entre elles, les mesures peuvent devenir précieuses. Ainsi pour les mesures concernant la largeur de la fente naso-palatine, les dimensions varient de 25 à 125 μ et il semble préférable de ne retenir que les résultats suivants :

1°) la largeur du foramen incisif et celle de la fente naso-palatine sont du même ordre ;

2°) au-dessous et en avant de la jonction avec l'organe de Jacobson, la fente est large (entre 50 et 125 μ) (Fig. 5, C) ;

3°) au voisinage de la connection et, plus en arrière, à la hauteur de l'organe, la fente se rétrécit (25 à 50 μ) (Fig. 6, A & B).

Sans vouloir entrer pour le moment dans des considérations physiologiques on voit que, d'une part la communication avec l'organe voméro-nasal est aisée et que, de l'autre, entre palais et fosses nasales, la communication est plus large dans la partie inférieure de la fente de Stenson. On peut noter ici un fait histologique également important sous l'angle fonctionnel. Toute la partie de la fente naso-palatine qui mène à l'organe de Jacobson, ainsi que le canal évacuateur de ce dernier, sont revêtus d'épithélium stratifié squameux soit kératinisé (face externe du début de la fente, chez un jeune animal (Fig. 6, B), partout chez un vieux sujet (Fig. 3, B), soit épidermoïde (reste de la fente, Fig. 7, A et canal évacuateur) ; par contre, après l'abouchement de l'organe, le revêtement épithélial de la fente perd sa structure malpighienne et prend une allure transitionnelle (épithélium stratifié cuboïdal, Fig. 7, B). Une fois ouvert le passage dans l'entonnoir des fosses nasales, sa paroi interne devient squameuse simple (Fig. 7, B), mais très vite sa paroi externe acquiert le type pseudo-stratifié (Fig. 7, B) à cils vibratiles et à cellules caliciformes de la partie respiratoire des fosses nasales. Il existe en tout état de cause une différenciation histologique de la portion de la fente naso-palatine qui mène à l'organe de Jacobson. En conclusion, l'étude anatomique de ces communications montre comment, plus qu'un canal isolé reliant l'organe de la fente naso-palatine, il existe un véritable prolongement de l'un dans l'autre, comment, à partir du foramen incisif, le passage vers l'organe de Jacobson est aussi facile que vers les fosses nasales (Fig. 4), comment enfin, tout en restant possible à partir des fosses nasales, la pénétration des substances dans le tube voméro-nasal semble morphologiquement plus logique à partir de la cavité buccale.

C) SUPPORT CARTILAGINEUX

Les capsules cartilagineuses paraseptales occupent l'espace de la cloison nasale laissé libre entre le bord inférieur du cartilage septal et la voûte palatine sur laquelle elles s'appuient. Elles sont allongées l'une contre l'autre, en canon de fusil, mais restent séparées par les formations osseuses médianes : apophyses palatines des prémaxillaires en avant, vomer en arrière. De nature hyaline, le cartilage paraseptal s'ossifie avec l'âge (Fig. 8, A) pouvant même devenir complètement osseux chez certains vieux Microcèbes. Dans deux de nos séries transversales, il conserve sa forme tout à fait caractéristique (Fig. 8, B), en point d'interrogation renversé, sur 4,5 mm des 6 mm que mesure sa longueur totale. La portion inférieure est presque circulaire; elle enferme l'organe dans une coque qui ne s'ouvre que vers le haut, dans l'axe de la cloison. La branche interne ascendante forme la 2e portion du cartilage ; elle est au contraire rectiligne et s'élève jusqu'au niveau de la plus grande largeur du renflement qui constitue le bord inférieur du septum nasal. Aucune de nos coupes ne nous a montré de cartilage autour des 2 000 derniers microns de l'organe, la coque rigide persiste néanmoins tant qu'il existe une cavité épithéliale, entièrement osseuse à ce niveau où l'ossification doit avoir lieu très tôt (Fig. 8, C).

Fig. 8. — A : Ossification du cartilage paraseptal chez un animal âgé. *N B :* on notera la gouttière creusée dans le cartilage par le vaisseau inféro-interne. (fn : fosses nasales). Trichrome de Masson. × 120.

B : Allure typique des cartilages paraseptaux. *N B :* — les flèches indiquent l'extension verticale maxima des glandes ; — la légère différence des surfaces des lumières des deux organes est due à la variation de l'état des deux vaisseaux supéro-externes, droit et gauche. (v : vomer ; rel : renflement de l'extrémité inférieure du cartilage de la cloison). Trichrome de Cajal. × 60.

C : Armature uniquement osseuse de la partie postérieure de l'organe. *NB :* dans cette région on constate une inversion des diamètres respectifs de l'organe de Jacobson et de sa veine principale. (o : os ; oj : lumière de l'organe de Jacobson ; v : veine supéro-externe). Bleu de Toluidine — Jaune de Mars. × 200.

Source : MNHN, Paris

Fig. 8.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

1. — (à 50 μ de l'extrémité antérieure de la capsule) :

La concavité du cartilage paraseptal regarde vers le bas et légèrement en dedans. Début des fentes naso-palatines. La partie toute antérieure du plancher des fosses nasales est soutenue par le cartilage récurrent dessinant un « V » et rattaché au septum cartilagineux de la cloison nasale.

2. — (à 200 μ) :

Les communications naso-palatines qu'un premier tronçon rapproche de la ligne médiane amorcent ici le coude caractéristique qui les ramène dans la concavité de la capsule.

3. — (à 300 μ) :

La capsule a la configuration du cartilage en faucille de CHRISTIE LINDE (1914). La branche externe descend le long de la fente naso-palatine où débouche l'extrémité antérieure de l'organe de Jacobson sous lequel s'incurve la branche interne de la capsule. La structure cartilagineuse impose à ce niveau une forme complexe à la communication naso-palatine.

4. — (380 μ) :

Isolement de l'organe de Jacobson. Développement maximum de la branche externe du cartilage paraseptal « en faucille ».

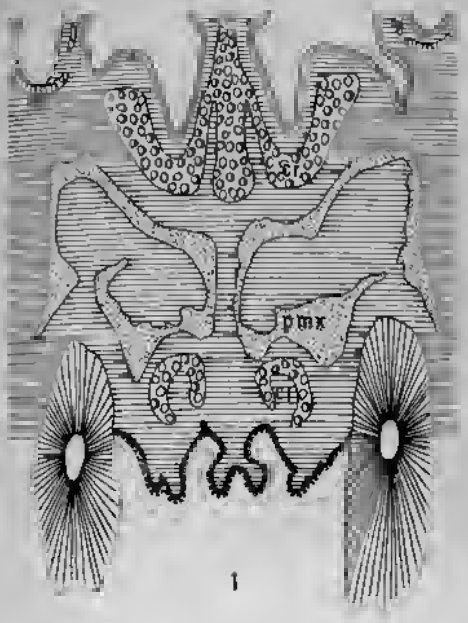
5. — (400 μ) :

Disparition de la branche externe du cartilage paraseptal « en faucille ». Le contact s'établit entre le sommet du cartilage paraseptal et la pointe du « V » que dessine le cartilage récurrent de la cloison.

6. — (420 μ) :

La concavité de la capsule paraseptale regarde vers l'extérieur. La fusion (ici à gauche) de la branche interne du cartilage récurrent avec la capsule ajoute à celle-ci une branche montante. A ce niveau le cartilage paraseptal est par conséquent relié au septum nasal.

Source : MNHN, Paris



1000 µ

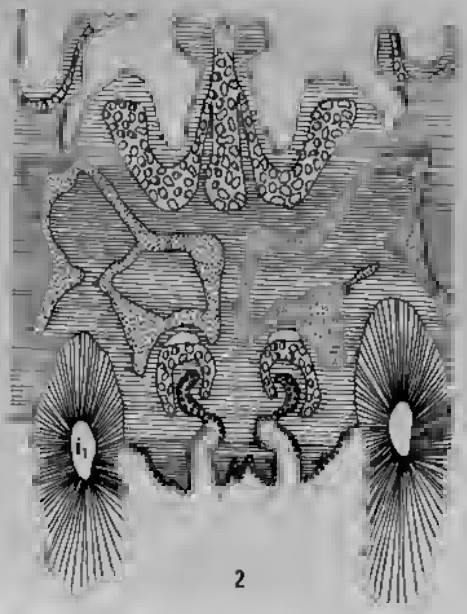
OS

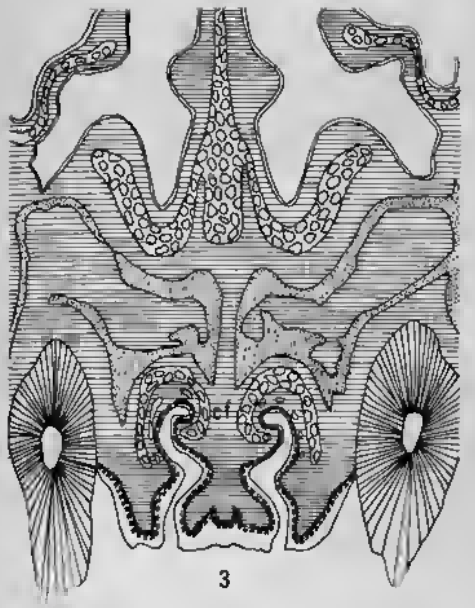
DERME
CHORION
etc

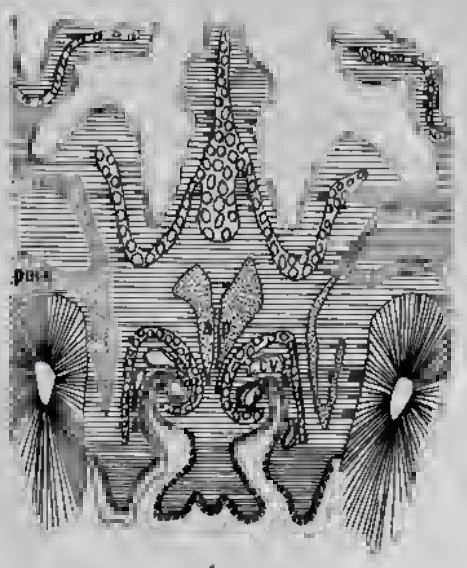
CARTILAGE

EPITHELIUM
MALPIGHIEN

AUTRE
EPITHELIUM



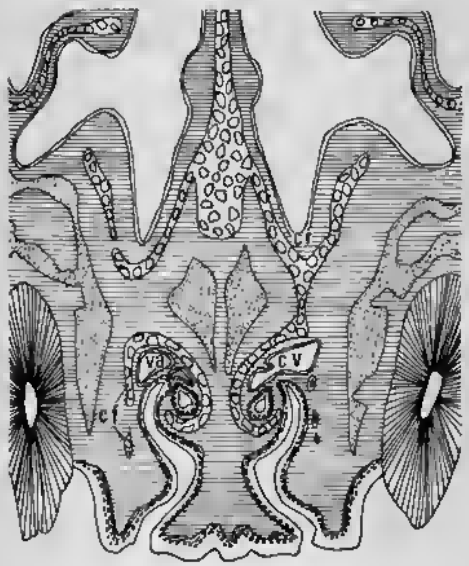




pmx premaxillaire
ap apophyse palatine du pmx
mx maxillaire
vo vomer

cv carrefour veineux
va veine ascendante de la paroie externe de l'entonnoir des fosses nasales
ve veine supero externe
vi veine infero interne

cf portion "en faucille" du cartilage paraseptal
cr cartilage recurrent
cc cartilage du canal naso-palatin
cp cartilage palatin



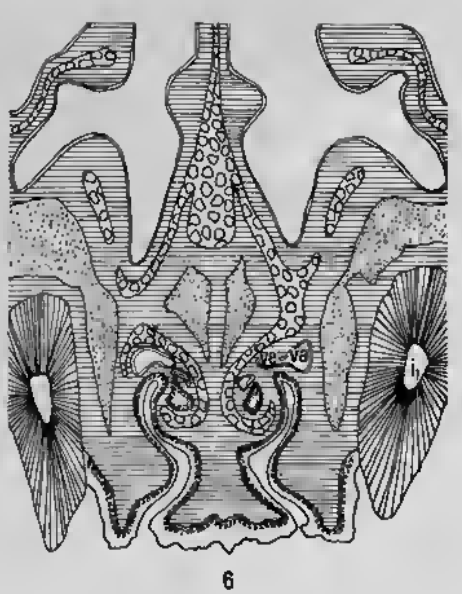


PLANCHE I.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

7. — (470 μ) :

Les fentes naso-palatines se rapprochent de l'entonnoir qui déprime le plancher des fosses nasales. La branche externe du cartilage récurrent de la cloison est isolée. La branche montante de la capsule se sépare du septum (à gauche sur cette coupe) et devient rectiligne.

8. — (550 μ) :

Les fentes naso-palatines communiquent avec les fosses nasales. La branche montante se redresse (les apophyses du pré-maxillaire s'aplatissent). Le cartilage du canal naso-palatin apparaît, oblique vers le haut et l'extérieur.

9. — (620 μ) :

Fermeture postérieure de la fente naso-palatine.

10. — (1 000 μ) :

Prolongement postérieur du cartilage naso-palatin qui s'horizontalise en un cartilage palatin (terminologie de CHRISTIE LINDE, c'est le « cartilage postérieur du plancher nasal » de BROOM). Le plancher de la fosse nasale est à ce niveau plus bas que le système voméro-nasal.

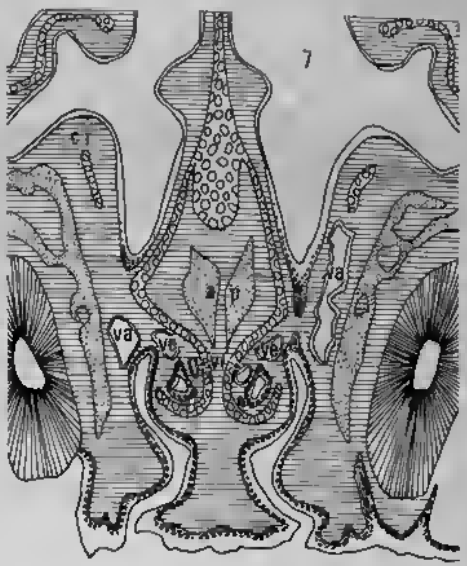
11. — (1 400 μ) :

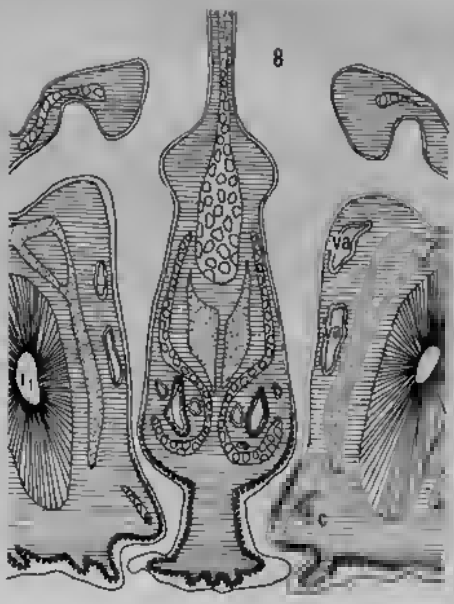
Allure définitive de la capsule cartilagineuse paraseptale. Sa concavité regarde en haut et légèrement en dehors, direction diamétralement opposée à celle qu'elle a dans les premières coupes. La portion circulaire augmente son diamètre aux dépens de la branche montante qui se raccourcit tout en conservant ses rapports avec le septum. La branche externe du cartilage paraseptal se referme sur l'organe.

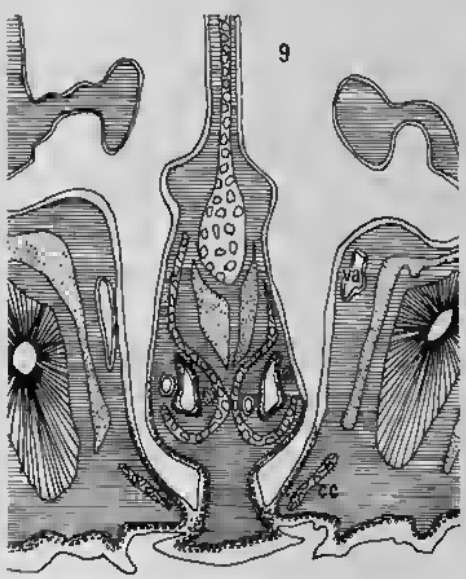
12. — (3 800 μ) :

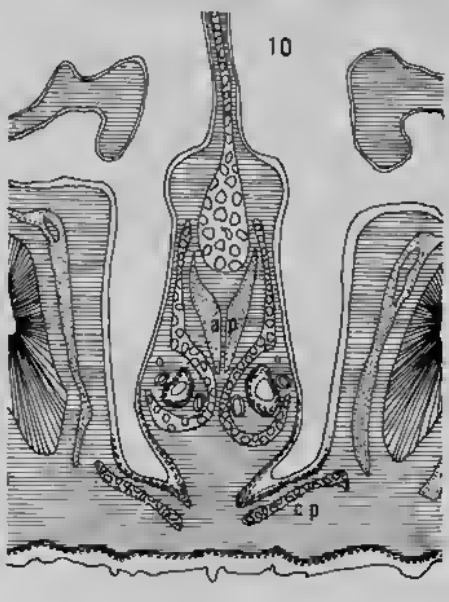
2 400 μ plus loin, cette coupe montre que la forme de la capsule n'a pas changé, mis à part un léger aplatissement de la concavité dans le sens de la hauteur.

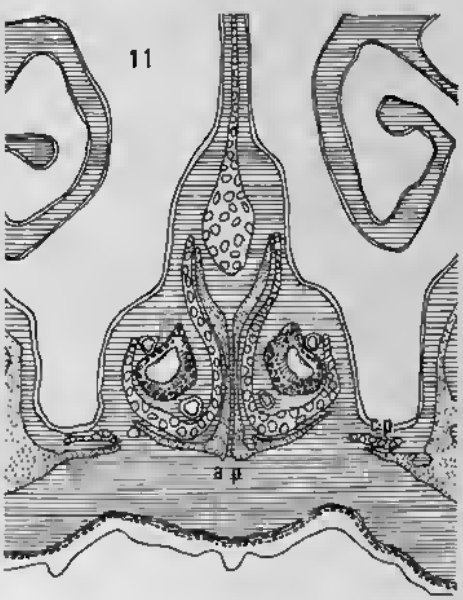
Source : MNHN, Paris











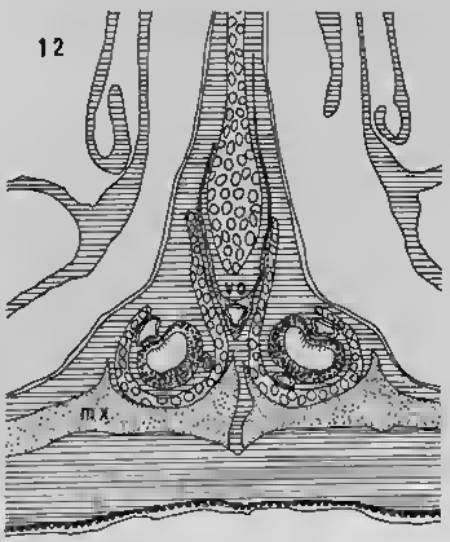


PLANCHE II.

Source : MNHN, Paris

En avant, au contraire, le cartilage précède l'organe, il s'organise d'avant en arrière sur 1 mm environ. L'anatomie de ce premier millimètre est importante non seulement du point de vue fonctionnel, mais aussi comme l'a montré Broom (1915), du point de vue systématique. Seules, des coupes sériées effectuées dans plusieurs plans nous ont permis de reconstituer (Fig. 4) cette région compliquée du fait que le cartilage paraseptal subit une rotation de 180° dans le plan transversal. L'extrémité de la capsule cartilagineuse forme un cul-de-sac, concave à la fois en bas et en arrière, à l'intérieur duquel se loge l'ouverture de l'organe de Jacobson dans la fente naso-palatine et encore plus en avant son carrefour vasculaire (Fig. 22).

Nous suivrons directement sur une série de coupes transversales l'évolution antéro-postérieure de la capsule cartilagineuse paraseptale (Pl. I et II).

Il ressort de ces schémas le curieux changement de forme de la partie antérieure du cartilage paraseptal.

Sa partie initiale, concave vers le bas, a même été isolée sous le nom de cartilage en « faucille » (sickle cartilage) par Christie Linde (1914) qui ne souligne d'ailleurs pas clairement qu'il s'agit du cartilage paraseptal lui-même. Il est vrai que l'inversion de la forme se fait sur 50 à 70 μ seulement (Fig. 6, A et Pl. I-II, 4 à 7). Quoiqu'il en soit, cette disposition est telle qu'elle assure en même temps l'armature de l'organe et celle de la partie antéro-externe du canal de Stenson grâce à la branche externe descendante du cartilage dit en faucille (Fig. 6, D et Pl. I, 3 et 4).

La face postérieure de la communication est soutenue par un autre cartilage, phylogénétiquement important, le cartilage du canal naso-palatin. Celui-ci est, chez le Microcèbe, indépendant de toute autre formation cartilagineuse. Il débute (un peu plus bas que la branche descendante du cartilage paraseptal) dès l'origine du canal dont il flanque la face postéro-externe (Fig. 6, D) en une lame oblique en bas et en dedans (Fig. 6, B et Pl. II, 8 à 10).

Le fait important est qu'une fois établie la communication entre le canal de Stenson et l'organe de Jacobson, le cartilage ne disparaît pas ; au contraire il se prolonge en arrière, s'élargit et prend une position horizontale dans le plan transversal (Pl. II, 11) devenant ainsi l'élément de soutien du plancher des fosses nasales dans cette région postérieure à l'ouverture interne du canal naso-palatin, jusqu'à ce qu'il soit remplacé, environ 500 μ plus en arrière, par les apophyses secondaires des os maxillaires (Pl. II, 12). Broom (1915) appelle « cartilage postérieur du plancher nasal », Christie Linde (1914) et Eloff (1951) « cartilage palatin », cette lame qui représenterait le vestige d'un palais primitif.

D) ANATOMIE MICROSCOPIQUE DU REVÊTEMENT ÉPITHÉLIAL

A l'intérieur de son cartilage, la muqueuse de l'organe de Jacobson offre la structure que l'on peut observer chez les autres Vertébrés (Fig. 9) :

— un épithélium caractéristique de deux types ; épais, stratifié, sensoriel, d'une part, mince, pseudostratifié et cilié, d'autre part ;

— un chorion renfermant les glandes, un important système vasculaire et des paquets de fibres nerveuses.

1° — STRUCTURE ET COMPARAISON AVEC L'ÉPITHÉLIUM DE LA MUQUEUSE OLFACTIVE

La lumière de l'organe n'est pas cylindrique, elle a la forme d'un rein dont l'épithélium sensoriel constitue la grande courbure refermée sur un bourrelet convexe d'épithélium cilié.

Ce bourrelet saille plus ou moins dans la cavité ainsi schématisée selon l'état de dilatation d'un gros sinus veineux immédiatement sous-jacent à la mince paroi épithéliale. Sur la figure 8, B on peut noter la déformation et, partant, la réduction de la surface de l'organe gauche, entraînées par une asymétrie de la vasodilatation.

Sur des coupes transversales, l'épithélium sensoriel prend l'aspect d'un croissant dans toute la série des Vertébrés, avec des variations spécifiques dans son orientation et son développement (Fig. 10). Supéro-interne chez les Reptiles — il regarde par conséquent en bas et en dehors —

Source : MNHN, Paris

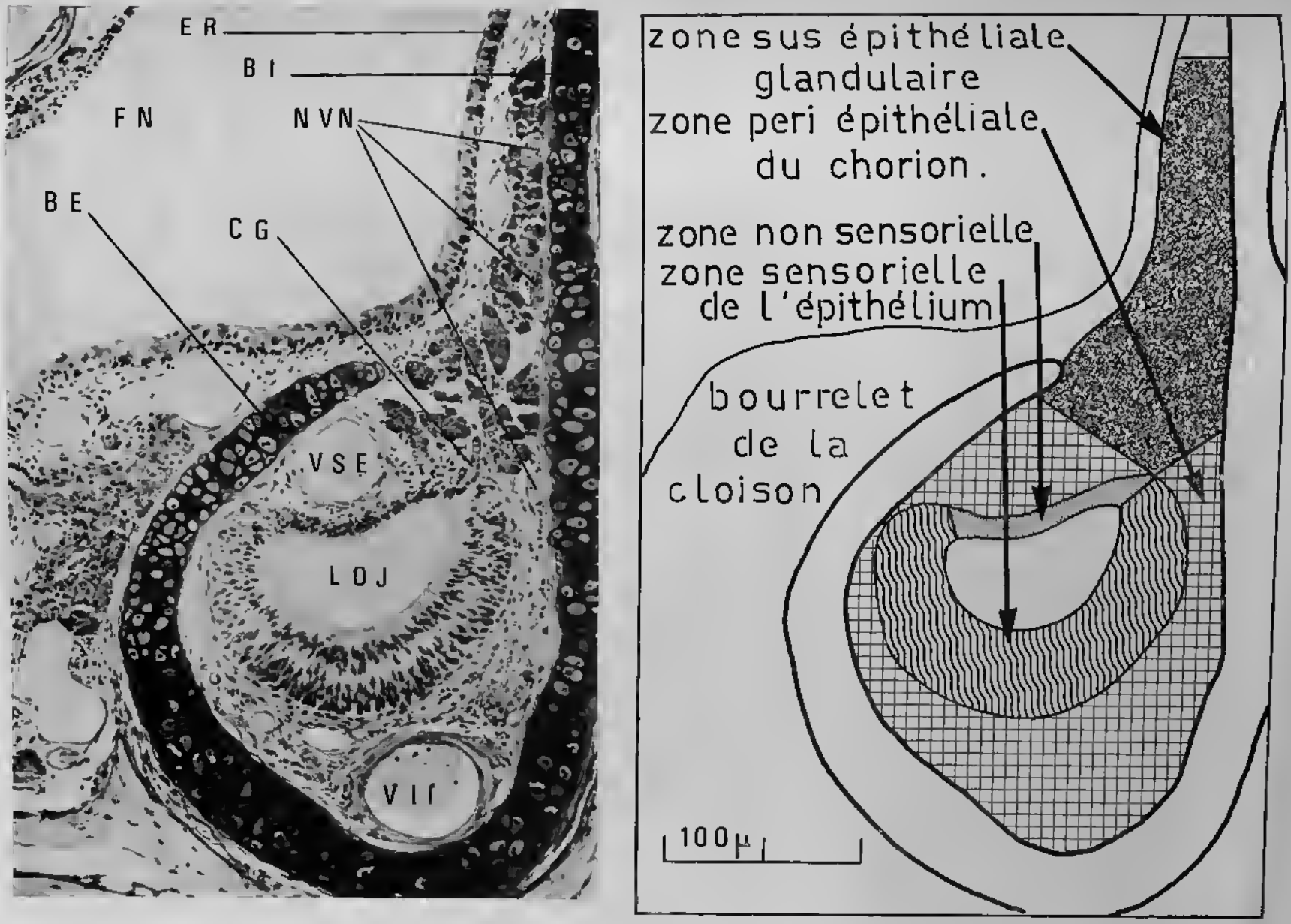


FIG. 9. (Voir légende au verso).

Source : MNHN, Paris

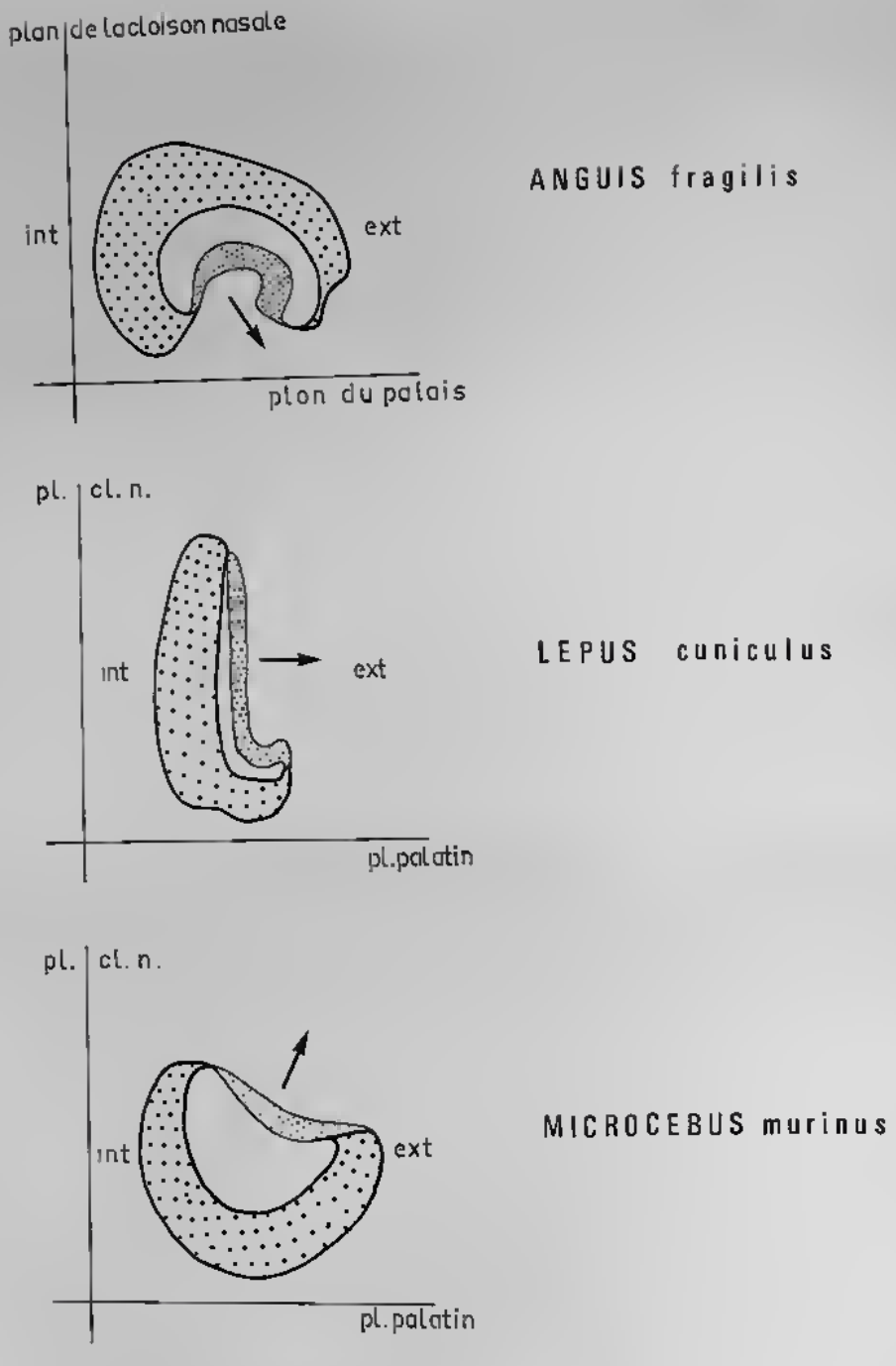


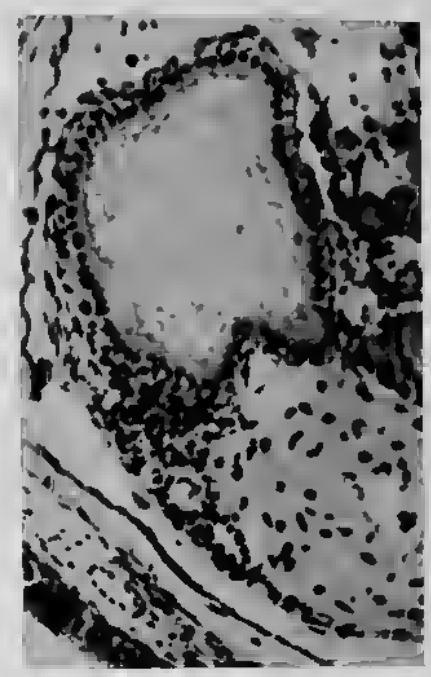
FIG. 10.
Rotation de l'organe dans le plan transversal. La flèche indique l'orientation du croissant sensoriel.

FIG. 9. — Coupe transversale des formations voméro-nasales droites.
E R : épithélium respiratoire. F N : fosses nasales. B I : branche interne montante du cartilage paraseptal. B E : branche externe du cartilage paraseptal. N V N : faisceaux du nerf voméro-nasal. C G : canal évacuateur des glandes de l'organe de Jacobson. L O J : lumière de l'organe. V S E : veine supéro-externe. V I I : veine inféro-interne.

Source : MNHN, Paris

on l'a observé en position verticale et interne chez la plupart des Mammifères. Chez le Microcèbe, il est inféro-interne, tourné franchement vers le haut.

Cependant le caractère histologique marquant de cet épithélium est ici son grand développement puisqu'il borde les deux tiers de la cavité de l'organe, formant toute la partie inférieure de la paroi externe, réduisant la portion non sensorielle à une éminence supéro-externe (Fig. 9). Le revêtement épithélial du tube de Jacobson ne présente son organisation typique que sur 5 000 des 7 400 μ de la longueur totale (moyenne des données de plusieurs séries). En avant la cavité est tapissée par 100 μ d'épithélium stratifié squameux de type épidermoïde ; puis, en allant d'avant en arrière, sur les 300 μ suivants, s'individualise l'épithélium sensoriel par une stratification progressive : allongement de cellules de soutien qui se placent en superficie, apparition de cellules sous-jacentes bi-polaires neuro-sensorielles, d'abord au pôle inférieur puis sur la paroi interne de l'organe ; en même temps, mais un peu plus postérieurement, l'épithélium simple pseudostratifié de type vibratile prend sa place sur le bourrelet externe. A 400 μ de son extrémité antérienre la structure histologique de l'organe est établie et se maintient sans modification sur 5 000 μ, mais dans la dernière portion, les cellules du bourrelet externe perdent leur ciliation, l'épithélium sensoriel s'aplatit si bien que les ultimes 2 000 μ offrent un revêtement uniforme, cubique, simple d'allure (Fig. 11).



11

12

Fig. 11. — Portion terminale de l'organe de Jacobson : épithélium simplifié d'aspect cubique ; sécrétion muqueuse et déchets cellulaires remplissent la lumière. Bleu de toluidine — Erythrosine. × 300.

Fig. 12. — Epithéllum cilié du bourrelet non sensoriel coupé tangentiellement. Bielschowsky sur bloc. × 1 500.

Dans sa position moyenne l'épithélium de l'organe voméro-nasal présente une analogie certaine avec celui de la muqueuse nasale : l'épithélium cilié du bourrelet rappelant celui de la portion respiratoire, l'épithélium sensoriel celui de la zone olfactive.

Toutefois il faut souligner les différences suivantes : l'épithélium ciliè de l'organe (Fig. 12) ne montre pas de cellules caliciformes comme la muqueuse respiratoire (Fig. 8, A et 18, A) ; quant à l'épithélium sensoriel, s'il possède les trois types cellulaires du revêtement olfactif, c'est-à-dire des cellules nerveuses bipolaires dont les dendrites cheminent entre des cellules plus superficielles dites de soutien, et enfin des cellules basales, il prend néanmoins dans son organi-

Source : MNHN, Paris

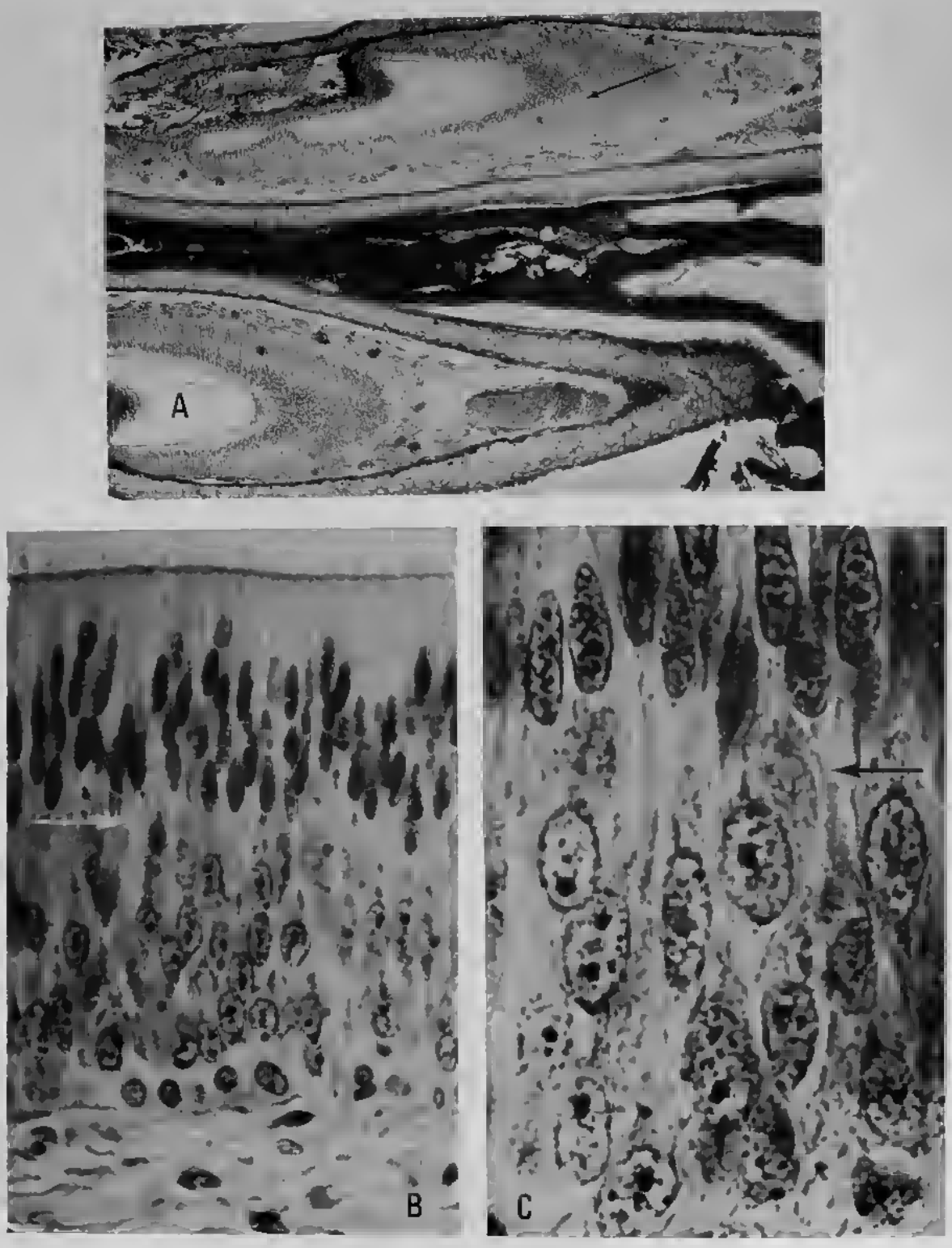


FIG. 13. — Coupe frontale de l'organe de Jacobson — AZAN.
A : × 60. Espace clair (flèche) visible à la fois sur la zone d'épithélium coupée perpendiculairement que sur celle coupée tangentiellement.
B : × 800. Coupe perpendiculaire de l'épithélium. Différenciation dans la forme et la coloration des 2 types de noyaux.
C : × 2 000. Détail des noyaux.

Source : MNHN, Paris

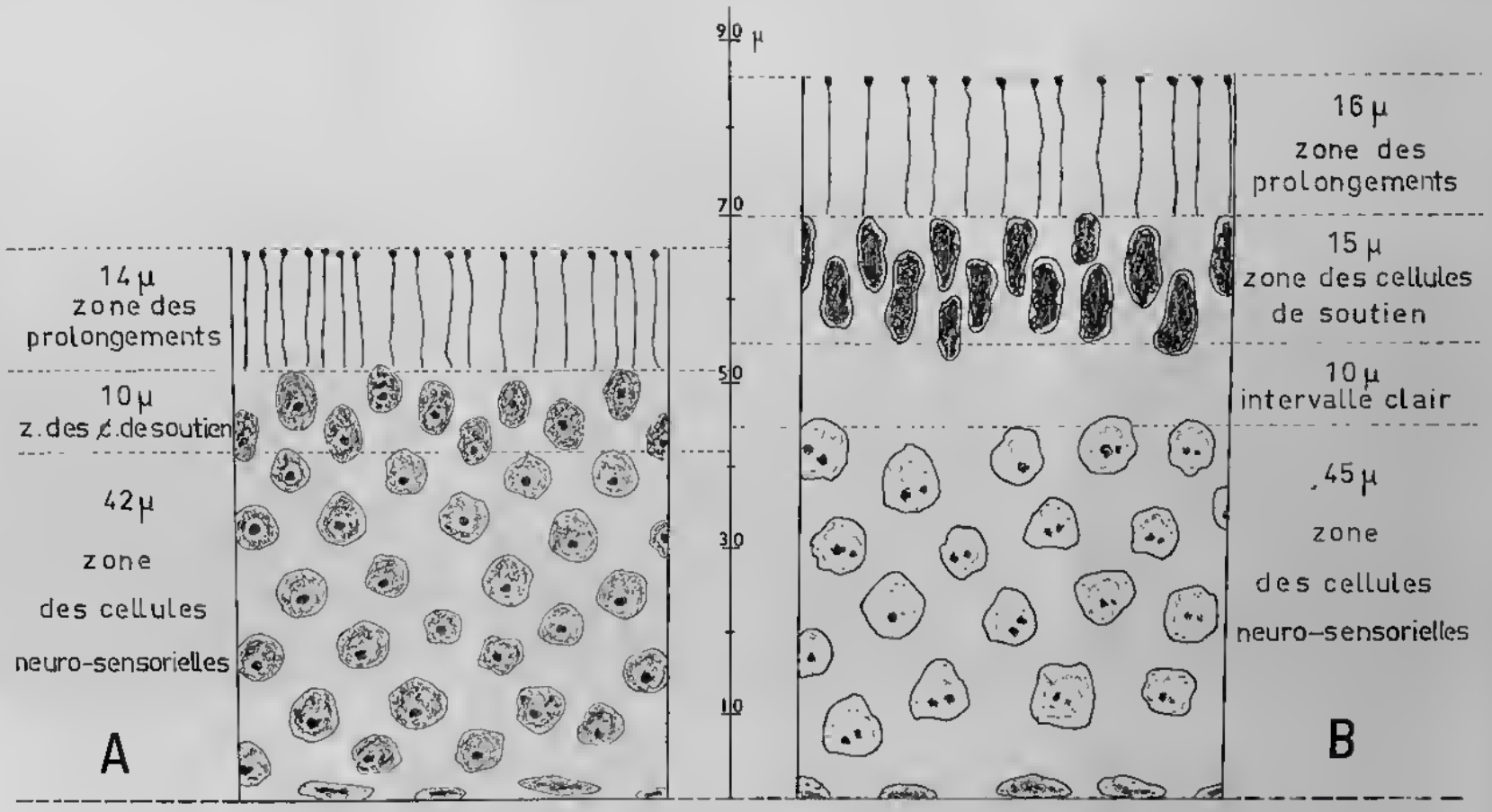


FIG. 14. — Histologie comparée des épithéliums du tissu olfactif (A) et voméro-nasal (B) chez le Microcèbe.

Source : MNHN, Paris

sation cellulaire une allure caractéristique, qui le fait distinguer immédiatement du tissu olfactif, du moins chez le Microcèbe.

En effet, dans l'organe de Jacobson, un espace clair sépare nettement les noyaux des cellules de soutien des neurones sous-jacents alors que ceux-ci viennent en contact des premiers dans l'épithélium olfactif des fosses nasales. Cet espace, aussi visible sur des coupes tangentielles que perpendiculaires à la surface épithéliale, mesure 10 μ environ (Fig. 13).

D'autre part, si dans la muqueuse olfactive il est à peu près impossible de distinguer les deux types de noyaux d'après leur forme, dans la muqueuse voméro-nasale, au contraire, on reconnaît facilement le noyau de la cellule de soutien, très long, étiré dans l'axe de la cellule (Fig. 13, B).

L'observation optique n'apporte que des données grossières quant à la structure du neurone des deux tissus et seule leur comparaison au microscope électronique pourrait faire la preuve d'une différence morphologique qui paraît ne concerner que le noyau : plus volumineux dans le récepteur voméro-nasal (6,5 μ de diamètre moyen) que dans le récepteur olfactif (4,5 μ), de forme plus ovalaire, contenant un et souvent deux gros nucléoles, mais une chromatine moins dense (Fig. 13, C). Enfin des variations de la colorabilité offrent un dernier moyen de distinguer histologiquement les deux types d'épithélium : pour l'épithélium olfactif, seules les colorations neurologiques mettent en évidence le prolongement périphérique de la cellule neuro-sensorielle et permettent de distinguer cette dernière de la cellule de soutien ; par contre, pour l'épithélium des formations voméro-nasales, la distinction se fait avec n'importe quelle coloration générale étant donné l'intense basophilie avec laquelle réagissent les noyaux des cellules de soutien. On peut constater qu'avec l'Azan, par exemple (Fig. 13), l'Azocarmin colore tout le noyau de soutien et seulement les nucléoles du noyau sensoriel. Ces différences de constitution des deux épithéliums sont caractérisées sur le dessin semi-schématique de la figure 14. Aux 3 zones de l'épithélium olfactif s'opposent donc les 4 divisions de l'épithélium de l'organe voméro-nasal.

2° — LE RÉCEPTEUR SENSORIEL

Comme le neurone de la muqueuse olfactive, celui de l'organe de Jacobson est une cellule bi-polaire simple (Fig. 15, A) ; son dendrite se termine librement à la surface de l'épithélium par un récepteur spécialisé tandis que son prolongement central, amyélinique et beaucoup plus fin, se joint en paquets aux axones voisins pour former les rameaux du nerf voméro-nasal dans le chorion (Fig. 15, B).

Le récepteur sensoriel est constitué par un renflement (1,5 μ en moyenne) situé à l'extrémité du prolongement périphérique du neurone (Fig. 15, C) et portant un certain nombre de cils (Fig. 16). Ces cils, déjà observés par certains auteurs sur un matériel différent (selon Moulton et Beider 1967 : chez le Cobaye par Klein 1881, l'Homme par Von Brunn 1892, le Chien, le Chat, etc. par Read 1908), sont plus difficiles à mettre en évidence que ceux des récepteurs olfactifs, probablement moins fragiles et il ne nous a pas été possible de les compter avec certitude (plus de 6 et moins de 10 par récepteur). L'étude détaillée de ces microstructures appartient du reste au domaine du microscope électronique. Des coupes tangentielles observées en contraste de phase montrent cependant que les récepteurs forment à la surface de l'épithélium un réseau régulier dans lequel les renflements terminaux des cellules nerveuses semblent se disposer aux angles des cadres cellulaires hexagonaux formés par l'extrémité distale des cellules de soutien.

Les mesures faites sur ce système, dont on a imaginé le schéma hypothétique sur la figure 16, D, varient selon les préparations et les valeurs mentionnées doivent être prises comme des moyennes indicatives. Ainsi le diamètre des cellules de soutien serait d'environ 6 μ à la surface, celui des renflements terminaux de 1 à 2 μ, ce qui fait que chaque récepteur est séparé de ses voisins immédiats par un intervalle supérieur au micron (1 à 2 μ).

Les cils rayonnent perpendiculairement à l'axe du renflement terminal, c'est-à-dire parallèlement à la surface épithéliale, ils semblent se prolonger d'un neurone à l'autre. Si, par ailleurs, on admet que la surface de l'épithélium sensoriel est toute entière recouverte par ce système

Source : MNHN, Paris

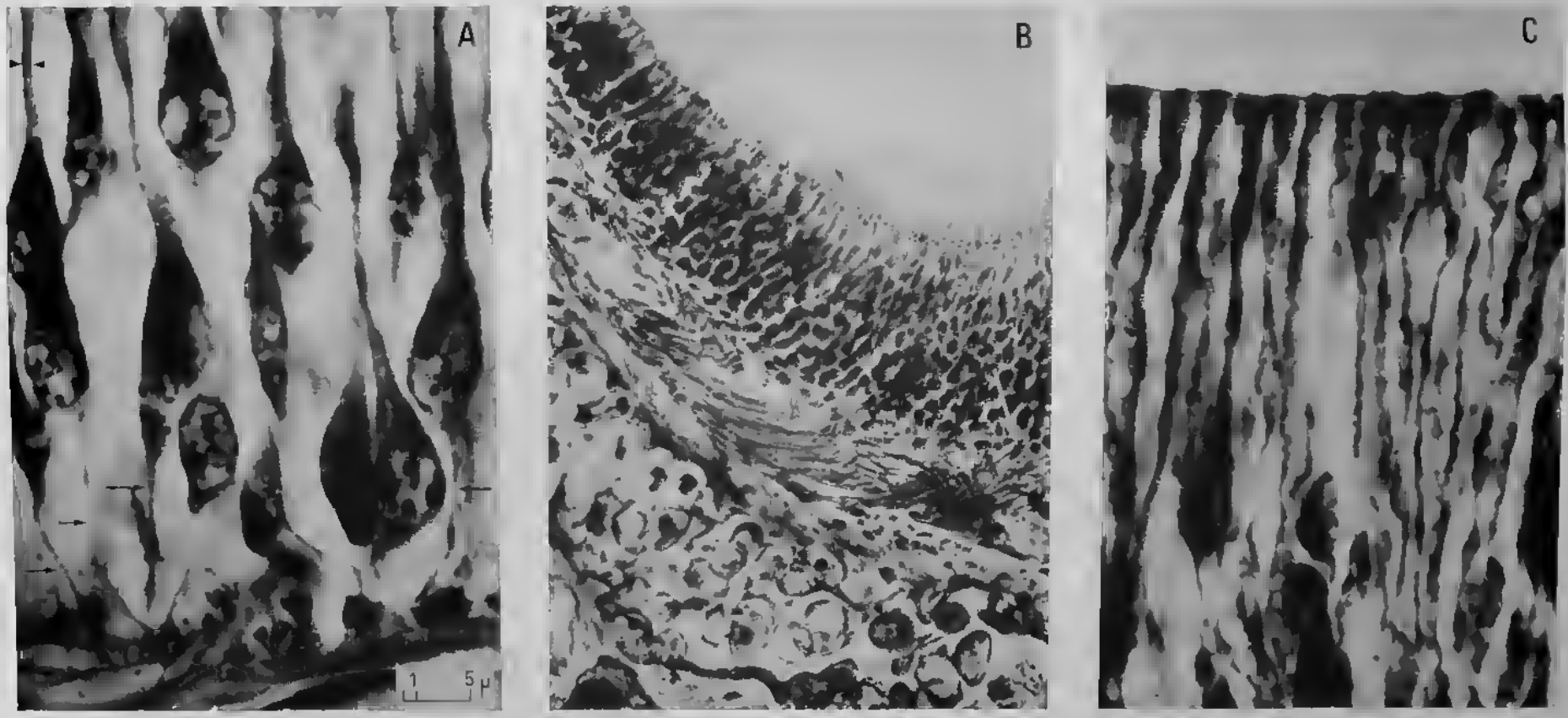


Fig. 15. — Neurone sensoriel de l'organe de Jacobson.

A : La cellule bipolaire. Son prolongement périphérique (0,7 µ de diamètre sur la cellule en haut et à gauche de la photographie), son axone (flèches) extrêmement fin (0,15 à 0,2 µ) traversent en bas et à gauche la région basale. × 2 000.

B : Ensemble de l'épithélium voméro-nasal. En surface, renflements périphériques des récepteurs. Dans le chorion les faisceaux d'axones (la flèche indique un passage dans la région basale) se groupent le long du cartilage paraseptal pour former les rameaux du nerf voméro-nasal. Holmes — Coupe épaisse × 800.

C : Prolongement périphérique et renflement terminal des neurones voméro-nasaux. Bielschowsky × 2 000.

Source : MNHN, Paris

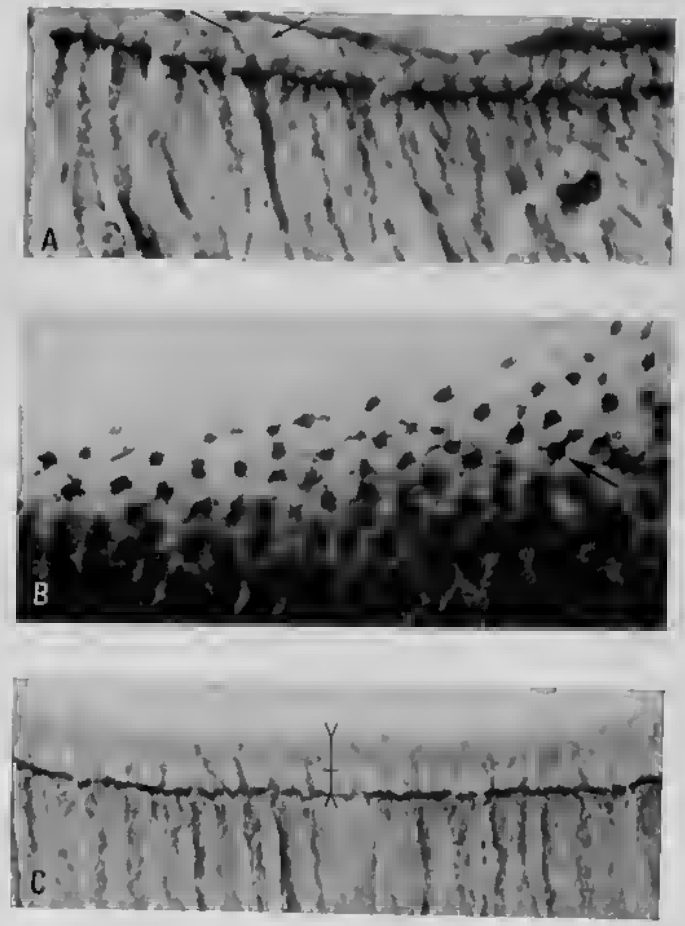


FIG. 16, A-C.

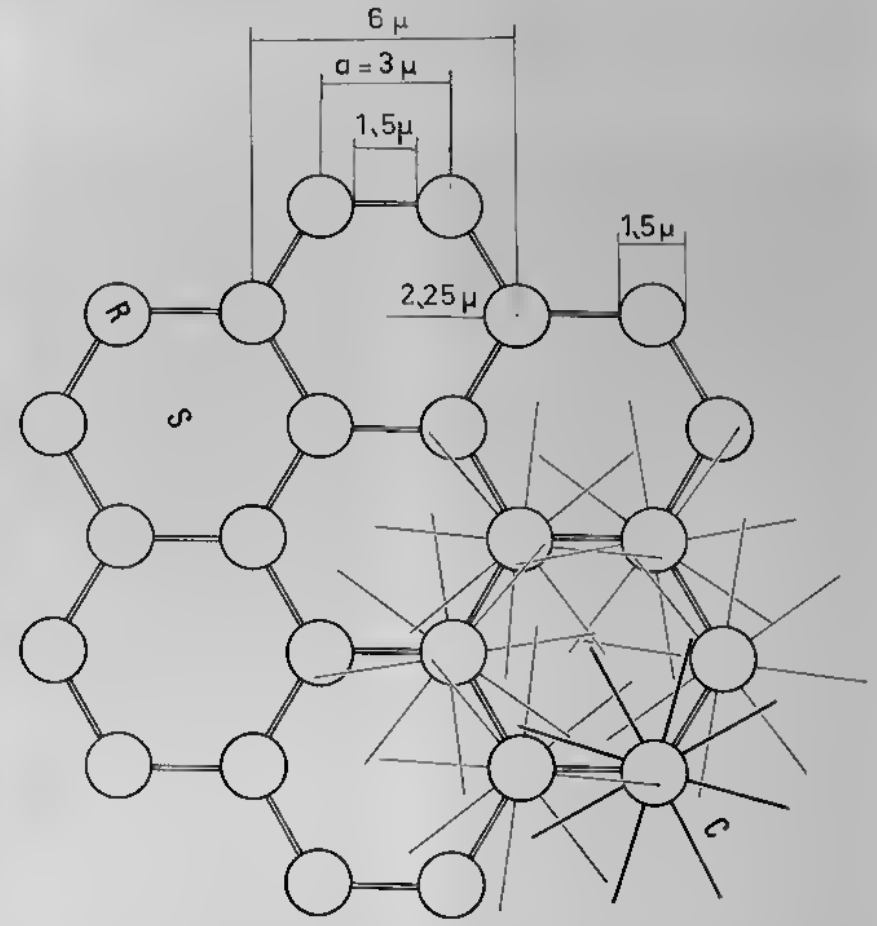


FIG. 16, D.

Source · MNHN, Paris

récepteur, on peut déduire des mesures moyennes citées que la taille du cil est au moins égale à 2 μ, 25 (3 à 4 pour des coupes transversales). Quel que soit le mécanisme fonctionnel envisagé, les auteurs s'accordent sur le fait que chez toutes les espèces étudiées il a été constaté dans la lumière de l'organe — que JACOBSON considérait comme uniquement sécrétoire — la présence d'un liquide produit par les glandes qui lui sont liées.

Chez le Microcèbe cette sécrétion a été retrouvée en quantité variable dans le conduit, mais toujours au moins sous la forme d'un film recouvrant la surface de l'épithélium sensoriel. C'est dans ce film liquidien que se fait l'enchevêtrement ciliaire des récepteurs (Fig. 16, C) et par conséquent que les molécules odorantes subissent une dissolution en phase aqueuse avant de stimuler le complexe sensoriel. Si, d'autre part, on pratique la réaction APS sur des coupes tangentielles qui, au cours de leur préparation, ont perdu toute trace de sécrétion et sur lesquelles les récepteurs sont de ce fait bien isolés les uns des autres, on constate une nette positivité des renflements terminaux et de leur ciliature.

Cette réaction n'étant pas obtenue avec le réactif de Schiff seul, et réapparaissant après une acétylation réversible, on peut conclure à la présence de polysaccharides au niveau du récepteur lui-même.

Le passage des molécules odorantes en phase aqueuse et leur contact probable avec des structures saccharidiques sont deux notions fondamentales, auxquelles aboutissent également nos observations sur la muqueuse olfactive du Microcèbe, deux notions qui font penser que les mécanismes physiologiques de la stimulation sensorielle ont dans les deux cas de sérieux points communs.

En conclusion, l'observation optique de l'épithélium de l'organe de Jacobson révèle une structure histologique assez proche de celle qu'on trouve dans la muqueuse olfactive.

E) PARTICULARITÉ DE LA RÉGION BASALE

La membrane basale, très nette dans le tissu olfactif, ne représente pas une zone bien définie dans l'organe voméro-nasal et les fibres conjonctives assez lâchement réparties du chorion sont à peine plus denses au contact des cellules basales de l'épithélium.

A propos de la région basale, signalons dans la partie antérieure de l'organe et ses communications, la présence de substances colorées en noir sur des coupes non traitées, résistant aux solvants organiques, mais décolorées par les oxydants, réagissant, par conséquent, comme des pigments mélaniques.

Cette « mélanine » a été trouvée :

— Chez tous les Microcèbes étudiés, dans la couche basale de l'épithélium malpighien du canal évacuateur et de la fente naso-palatine (Fig. 3, A), blanchie en 24 heures par l'eau oxygénée, c'est-à-dire avec la localisation et la réactivité des mélanines épidermiques.

— Chez un seul spécimen, dans le chorion des 2 mm antérieurs de l'épithélium sensoriel (Fig. 17), sous forme d'abondants amas longitudinaux, extrêmement résistants au blanchiement (décoloration incomplète par l'eau oxygénée, en 3 jours avec l'acide peracétique) mais redonnant cependant ensuite une réaction argentaffine positive.

FIG. 16. — Le récepteur sensoriel.

A : Récepteurs coupés transversalement. Sur cette préparation, les cils signalés par les flèches mesurent environ 4 μ. × 1 500.

B : Coupe tangentielle des renflements terminaux colorés par la méthode Bielschowsky. La flèche souligne un récepteur dont on distingue 5 ou 6 cils ; ce récepteur fait partie d'un hexagone presque complet. × 1 500.

C : Surface sensorielle sur une coupe transversale montrant l'intrication cilière dans le film muqueux superficiel. La hauteur indiquée mesure 5 μ, l'épaisseur du film légèrement inférieure à 3 μ. × 1 500.

D : Schéma hypothétique du réseau formé par les récepteurs et le sommet des cellules de soutien. (R : renflement terminal d'un récepteur ; C : cil ; S : cellule de soutien).

Source : MNHN, Paris

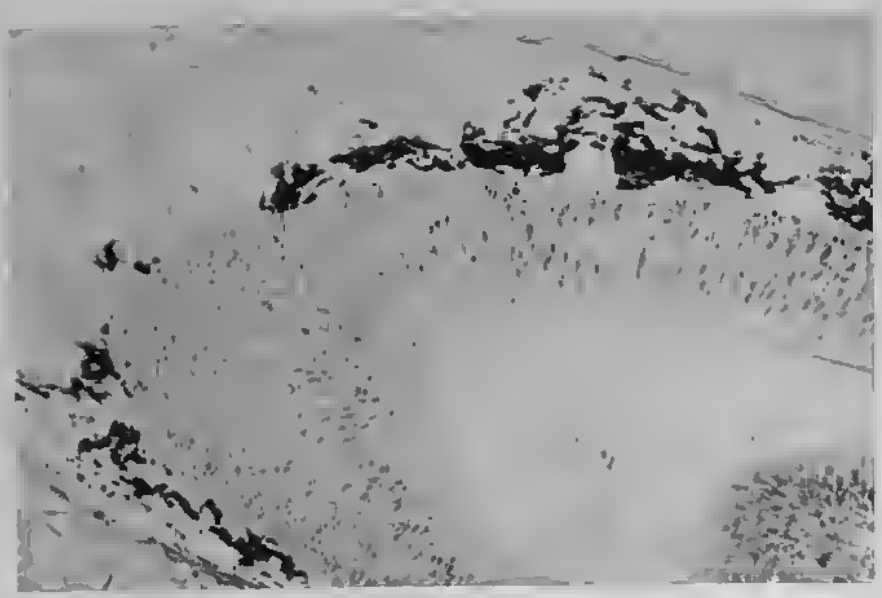


Fig. 17. — Amas mélanique dans le chorion de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson. × 200.

F) ANATOMIE ET HISTOLOGIE DU CHORION

1° — STRUCTURE DU CHORION

De par sa forme même, le cartilage paraseptal ne permet pas à la zone sous-épithéliale une extension homogène comme dans les fosses nasales, de sorte que l'on peut diviser le chorion en deux zones distinctes (Fig. 9) :

a) La région entourant le tube, comprise dans la cavité du cartilage. Le chorion y est réduit, voire inexistant dans la partie inféro-externe où l'épithélium touche au cartilage ; il ne contient que les faisceaux de fibres nerveuses issus des récepteurs et le système veineux.

b) La région située au-dessus du tube, comprise entre la branche montante interne du cartilage et l'épithélium de la fosse nasale elle-même. C'est en somme la partie inférieure du septum et le chorion est aussi celui de la muqueuse nasale. Il contient des vaisseaux sanguins, les faisceaux du nerf voméro-nasal ainsi que ceux du nerf naso-palatin, et surtout les glandes de l'organe qui, n'ayant pas entre l'épithélium et le cartilage l'espace nécessaire à leur développement, se sont étendues en hauteur dans la muqueuse de la cloison nasale.

Nous étudierons successivement les éléments de ce chorion : les glandes, le système vasculaire, l'innervation, tous capitaux pour comprendre le fonctionnement de l'organe.

2° — GLANDES

Les glandes forment une masse importante coiffant l'organe sur toute sa longueur et, dépassant en hauteur le bord supérieur de la branche interne du cartilage paraseptal, bordent même le renflement de l'extrémité inférieure du cartilage de la cloison nasale (Fig. 8, B). Dans le sens longitudinal on les retrouve bien plus loin que l'extrémité postérieure du tube épithélial lui-même, se poursuivant sans solution de continuité par les glandes situées dans la lame horizontale de la cloison (*lamina terminalis horizontalis*).

Elles ont l'aspect (Fig. 19, A) de glandes composées, tubuloacineuses, contournées, dont les canaux évacuateurs se drainent dans de gros collecteurs (Fig. 19, B) qui, de place en place, débouchent à l'angle supérieur de la cavité voméro-nasale, exactement entre les portions sensorielles et vibratiles de l'épithélium (Fig. 18, B).

Source : MNHN, Paris

FIG. 18. — A : Coupe frontale. Coloration APS. Réaction moyennement positive des glandes dans le chorion, réaction fortement positive des cellules caliciformes de l'épithélium respiratoire des fosses nasales. × 80.

B : Coupe transversale, colorée au bleu de Toluidine, du débouché d'un canal évacuateur des glandes à l'angle supérieur de la lumière de l'organe de Jacobson. × 500.

FIG. 19. — A : Acini et tubes sécréteurs des glandes. Les bandelettes obturantes sont mises en relief par l'argent de la coloration. Méthode de Bodian. × 1 500.

B : Collecteur au milieu d'acini glandulaires dont les granulations muqueuses réagissent comme des mucopolysaccharides neutres. Di APS. × 1 500.

FIG. 20. — A : Cycle fonctionnel des cellules glandulaires de l'organe de Jacobson. 1 : Stade de repos. 2 : Stade de sécrétion. 3 : Stade d'excrétion. Di APS. × 3 000.

B : Sécrétion APS dans la lumière postérieure de l'organe. Di APS. × 1 500.

Source : MNHN, Paris

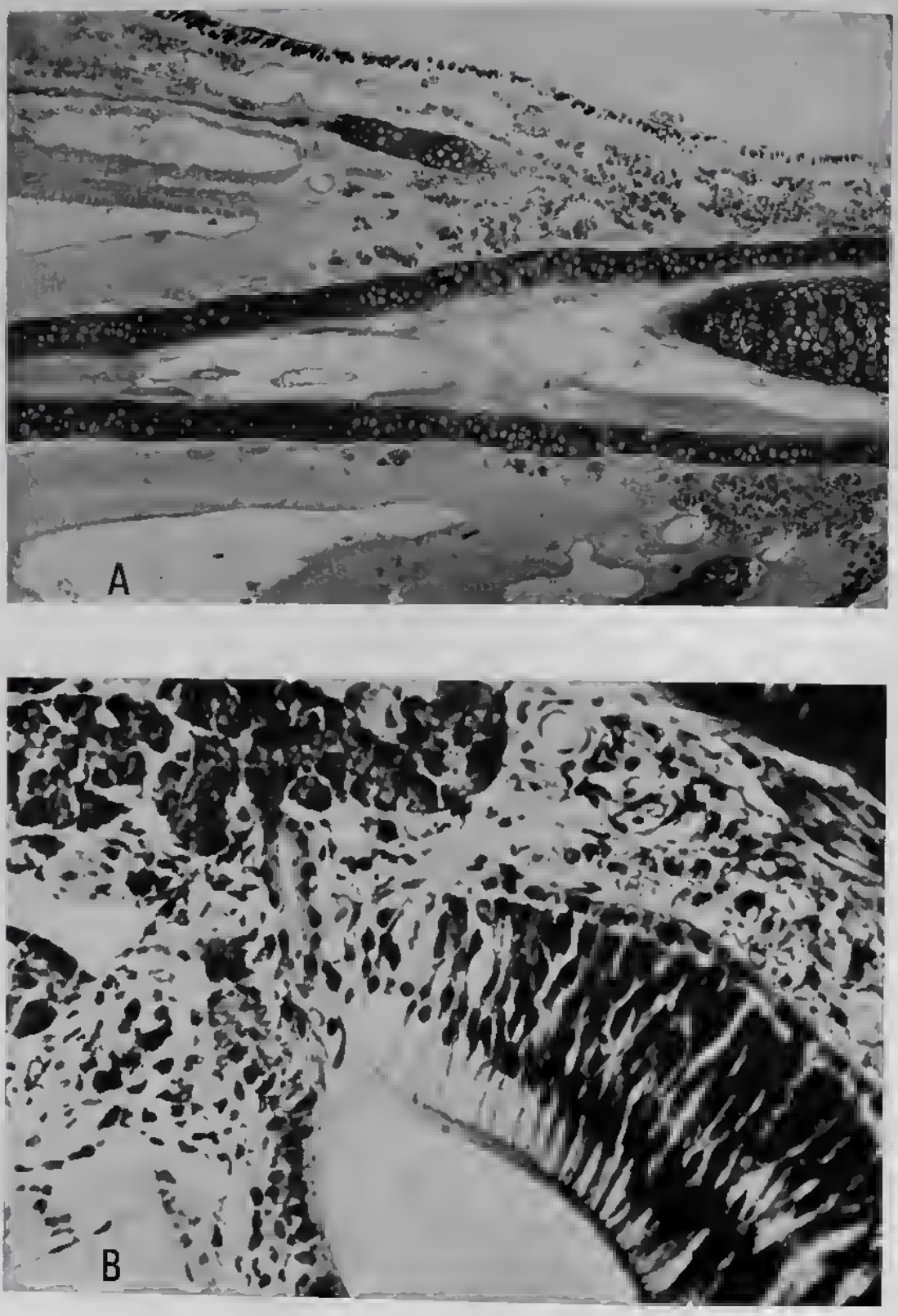
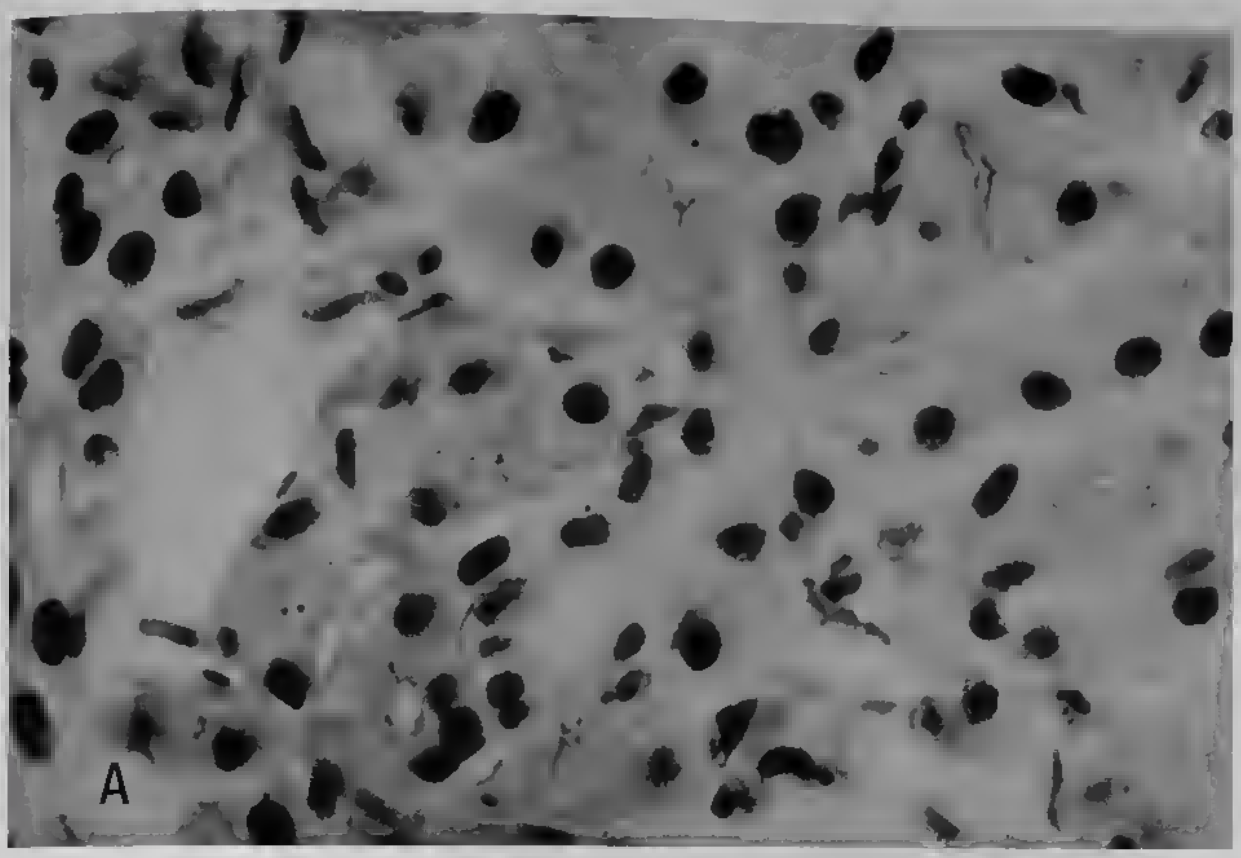


FIG. 18.

Source : MNHN, Paris



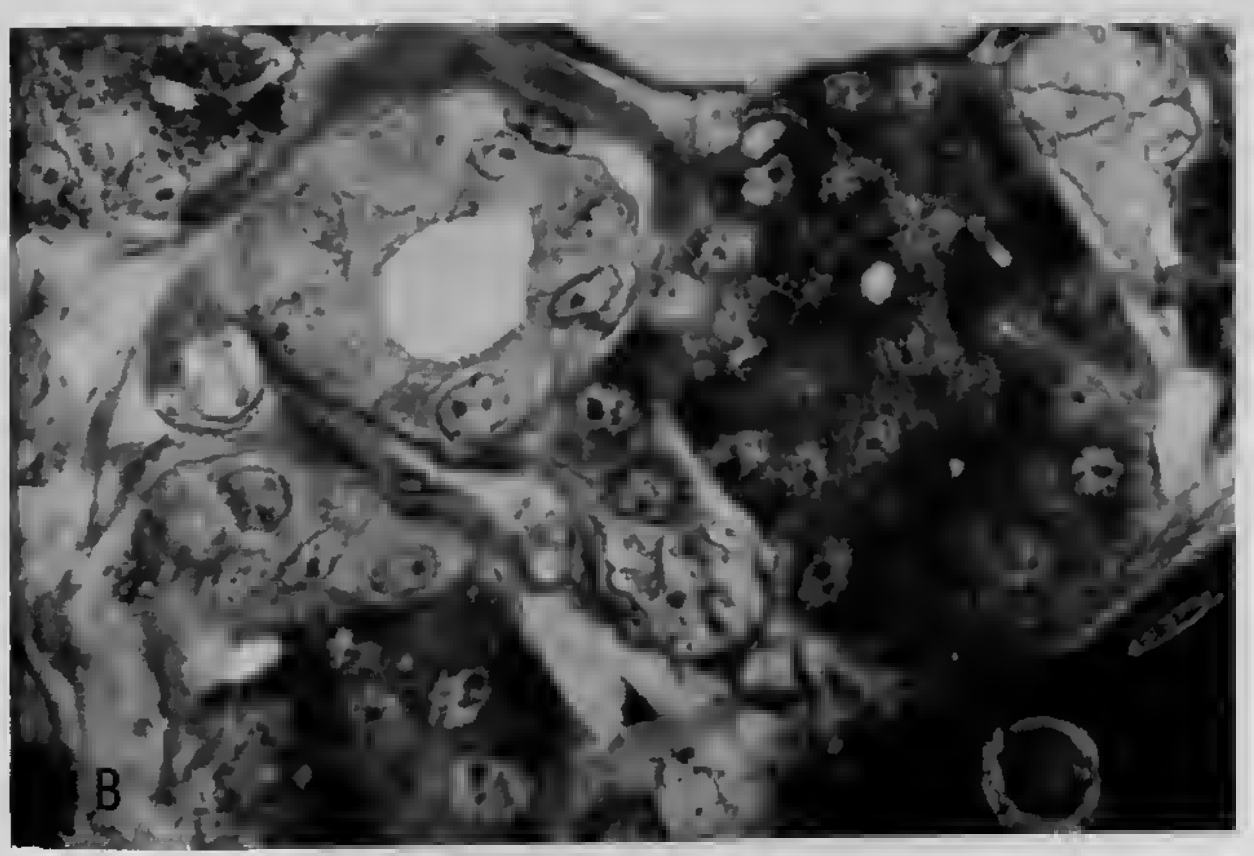


FIG. 19.

Source : MNHN, Paris

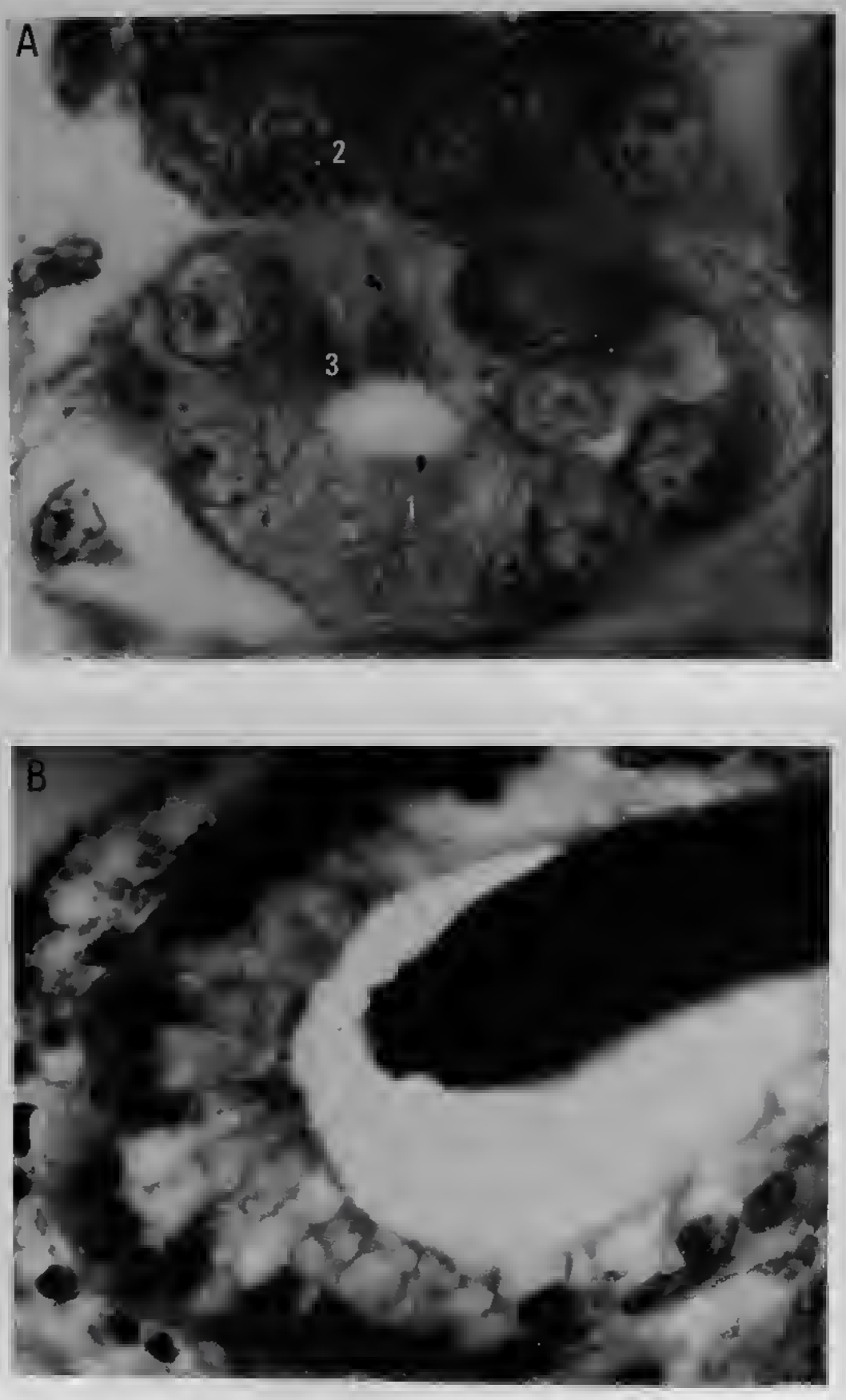


FIG. 20.

Source : MNHN, Paris

Du point de vue fonctionnel, il est arbitraire de les ranger dans une catégorie déterminée ; en effet, une définition morphologique les classerait comme séreuses, une définition histo-chimique, au contraire, comme muqueuses.

Les cellules glandulaires groupées autour d'une lumière étroite ont un gros noyau sphérique, décalé vers le pôle basal (Fig. 19). Elles sont remplies selon leur stade sécrétoire par des granulations occupant tantôt tout le cytoplasme, tantôt uniquement le pôle apical (Fig. 20, A). L'étude histo-chimique de ces granulations a donné les résultats suivants :

— Réaction APS positive, contrôlée par acétylation réversible.

— Digestion salivaire négative.

— Métachromasie négative, positive après sulfatation, qui permettent de conclure à la présence de muco-polysaccharides neutres, ce que confirment les réactions signalétiques :

Bleu alcian négative ;

Fuchsine paraldéhyde négative sans oxygénation, positive après 2 minutes d'oxygénation au Gomori.

Ces granulations, excrétées selon le mode mérocrine, se concentrent dans les canaux évacuateurs pour donner un mucus très fortement APS positif (Fig. 20, B) que l'on retrouve, en général, sous la forme d'un film recouvrant la surface épithéliale (Fig. 9 ; 16, C ; 18, C). Le mucus est évacué de manière continue d'arrière en avant vers l'ouverture dans le canal de Stenson sous l'action des cellules vibratiles (Fig. 12) de la portion non sensorielle de l'épithélium (Observations de Kölliken, 1877, chez l'homme).

Il s'élimine par conséquent d'autant plus mal qu'il est plus postérieur, c'est-à-dire situé vers l'extrémité borgne (Fig. 20, B) de l'organe pouvant, sur certaines préparations, occuper (avec des déchets cellulaires le plus souvent) sa lumière entière (Fig. 11). Dans les fosses nasales, toute la partie olfactive de la muqueuse est recouverte également par la sécrétion de glandes du chorion, dites glandes de Bowman, mais les réactions histo-chimiques y révèlent un mucus différent formé de muco-polysaccharides acides complexes de type héparine monosulfurique.

3° — VASCULARISATION

Le système vasculaire de l'organe de Jacobson présente très peu d'artères; celles-ci proviennent des artères de la cloison et se localisent dans la zone glandulaire.

Les artères donnent très vite un riche plexus capillaire que, sur des coupes frontales tangentielles au plan épithélial, on peut voir se résoudre à la base de l'épithélium (Fig. 21, A).

Le système veineux, dont la plupart des auteurs ont signalé le grand développement chez tous les animaux qu'ils ont étudiés, présente une disposition originale, non pas tant dans la région glandulaire où l'on trouve de gros sinusoïdes à une seule couche de cellules endothéliales plates que dans la zone périépithéliale.

Il s'agit d'un système encadrant étroitement le tube voméro-nasal composé de veines extensibles dont l'endothélium continu et la média (relativement épaisse comparée à celle des veines sus-jacentes de la cloison), riche en fibres musculaires, ont pu les faire assimiler aux aréoles d'un tissu érectile bien qu'il soit plus rigoureux de n'employer que le terme de dispositif congestif veineux, comme le fait Planel (1951) chez les Rongeurs.

Ces veines sont situées sous l'épithélium et, ce qui est important, au contact du cartilage paraseptal.

Leur nombre peut varier, mais leur topographie est fixe :

a) Une veine supéro-externe (parfois deux) (Fig. 21, A) longe l'organe sur toute sa longueur (Fig. 21, A) d'abord dans le chorion du bourrelet (Fig. 9) d'épithélium cilié puis à la face externe de sa portion indifférenciée (Fig. 8, C).

b) Une veine inféro-interne (Fig. 9) occupe la partie la plus concave du cartilage (qu'elle peut même creuser d'une gouttière, Fig. 8, A) là où il n'arrive pas au contact strict de l'épithélium, c'est-à-dire sur les deux tiers antérieurs de la longueur totale de l'organe.

D'avant en arrière la veine inféro-interne s'amenuise alors que la veine supéro-externe augmente de diamètre au point que, dans la partie terminale, ce dernier est supérieur à la lumière du tube de Jacobson lui-même (Fig. 8, C). Au niveau du cul-de-sac que forme le cartilage para-

Source : MNHN, Paris

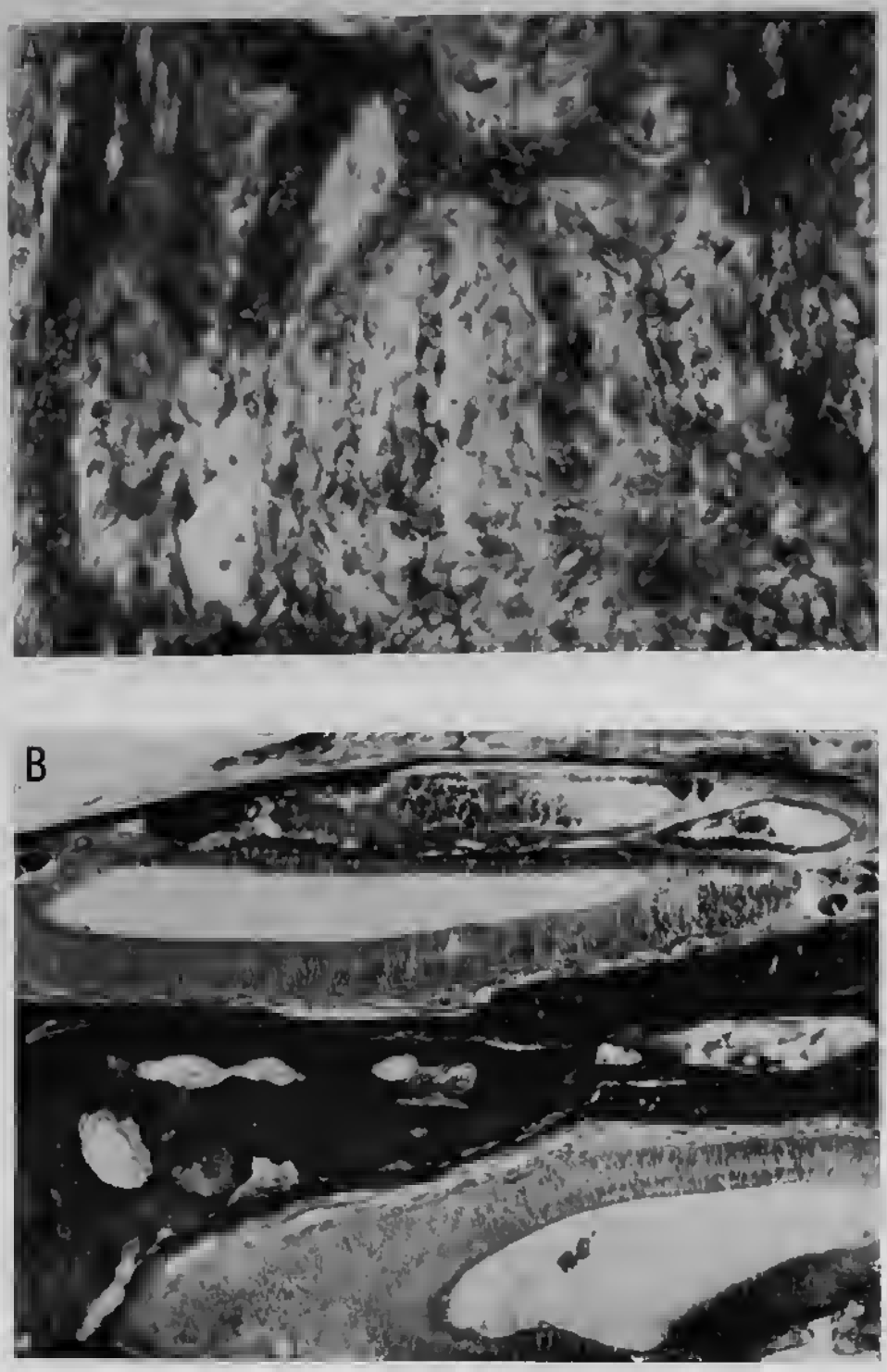


Fig. 21. — A : Plexus capillaire du chorion. Azan. × 500.
B : Coupe frontale coupant obliquement l'organe de Jacobson et montrant l'importance du système veineux (ci deux veines supéro-externes). × 75. Tr.oxyhématéine — Bleu Alcian — Orange G — Bleu d'aniline.

Source : MNHN, Paris

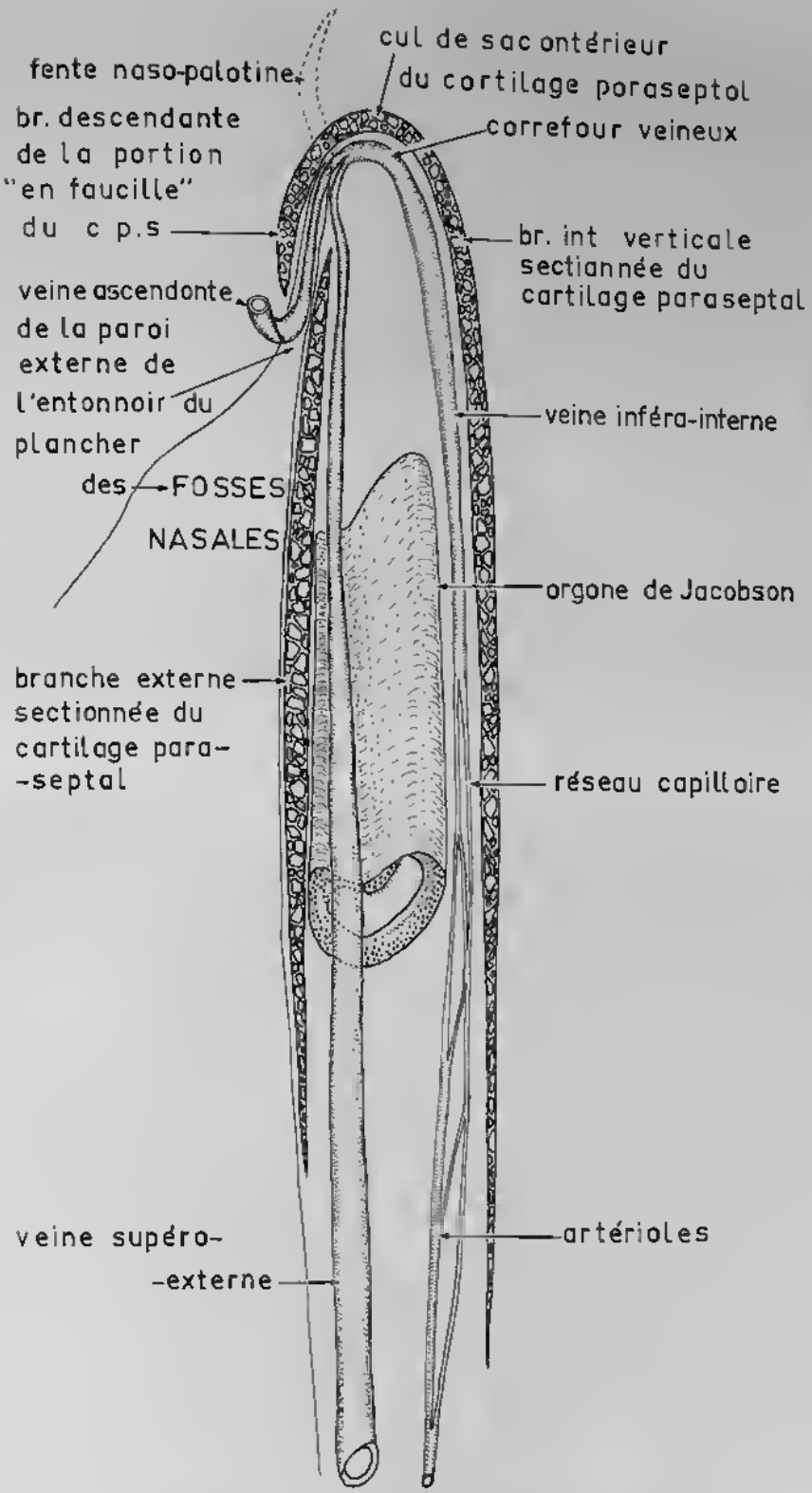


FIG. 22. — Schéma de la vascularisation de l'organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

septal au-dessus de l'extrémité antérieure de l'organe, le système se concentre en une poche veineuse qui ceinture toute la région de l'ouverture dans la fente naso-palatine (Fig. 23).

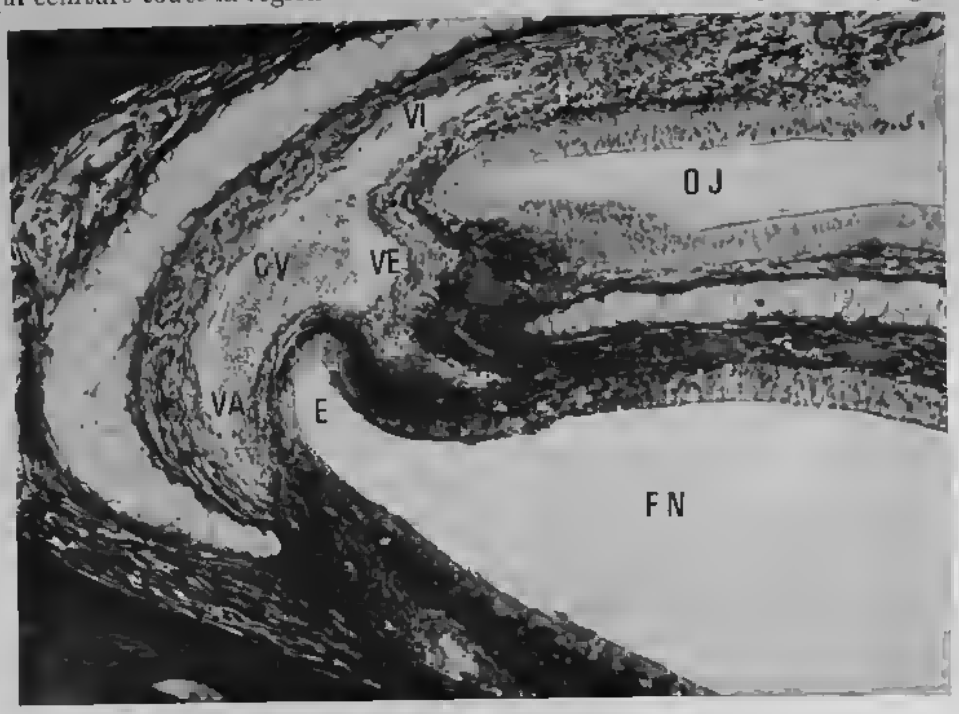


Fig. 23. — Extrémité antérieure du système veineux. Azan. × 150.
OJ : lumière de l'organe de Jacobson. VI : veine inféro-interne. CV : carrefour veineux. VE : veine supéro-externe. VA : veine ascendante de la paroi externe de l'entonnoir des fosses nasales. E : entonnoir du plancher des fosses nasales. FN : fosses nasales.

A ce carrefour, les deux veines communiquent entre elles ainsi qu'avec une troisième qui, passant au-dessus de la fente, monte en direction du plancher antérieur des fosses nasales (Fig. 23).

En définitive on peut déduire des coupes sériées un schéma (Fig. 22) dynamique de la circulation veineuse :

Les veinules issues des capillaires descendent le long de la face interne de l'épithélium sensoriel pour se rassembler, d'abord en deux ou trois, puis en une seule veine grossissant vers l'avant, au creux de la concavité du cartilage paraseptal. Le vaisseau inféro-interne tourne la pointe de l'organe ; il se forme un cul-de-sac d'où repart vers l'arrière, en position supéro-externe une veine, parfois dédoublée, qui devient le vaisseau principal des structures voméro-nasales.

En arrière de celles-ci la veine se prolonge dans la partie basse de la cloison ; elle se fusionne avec son homologue en un vaisseau unique qui rejoint la veine sphéno-palatine, branche de la veine maxillaire interne.

4° — INNERVATION

La multiplicité des fibres en cause, leur finesse, leur intrication, leur réduction au cours du développement font de l'innervation des structures voméro-nasales un problème complexe et encore controversé. Selon les travaux les plus récents pour chacun des deux organes, trois systèmes différents participent à cette innervation :

a) Le nerf voméro-nasal associé à la sphère de réception olfactive ; c'est le nerf sensoriel transmettant les influx reçus par l'organe de Jacobson au bulbe olfactif accessoire, lui-même relié au complexe amygdalien par le tractus olfactif latéral (G. Mann 1961, Stephan 1965).

Fig. 24. — A : Premiers groupements des fibres voméro-nasales à leur sortie de l'épithélium. Holmes. × 3 000.
B : 2 faisceaux accolés de fibres voméro-nasales, comme pour le nerf olfactif, un grand nombre de fibres sont regroupées à l'intérieur de la membrane plasmique des cellules de Schwann (flèches). Azan. × 1 500.

Source : MNHN, Paris

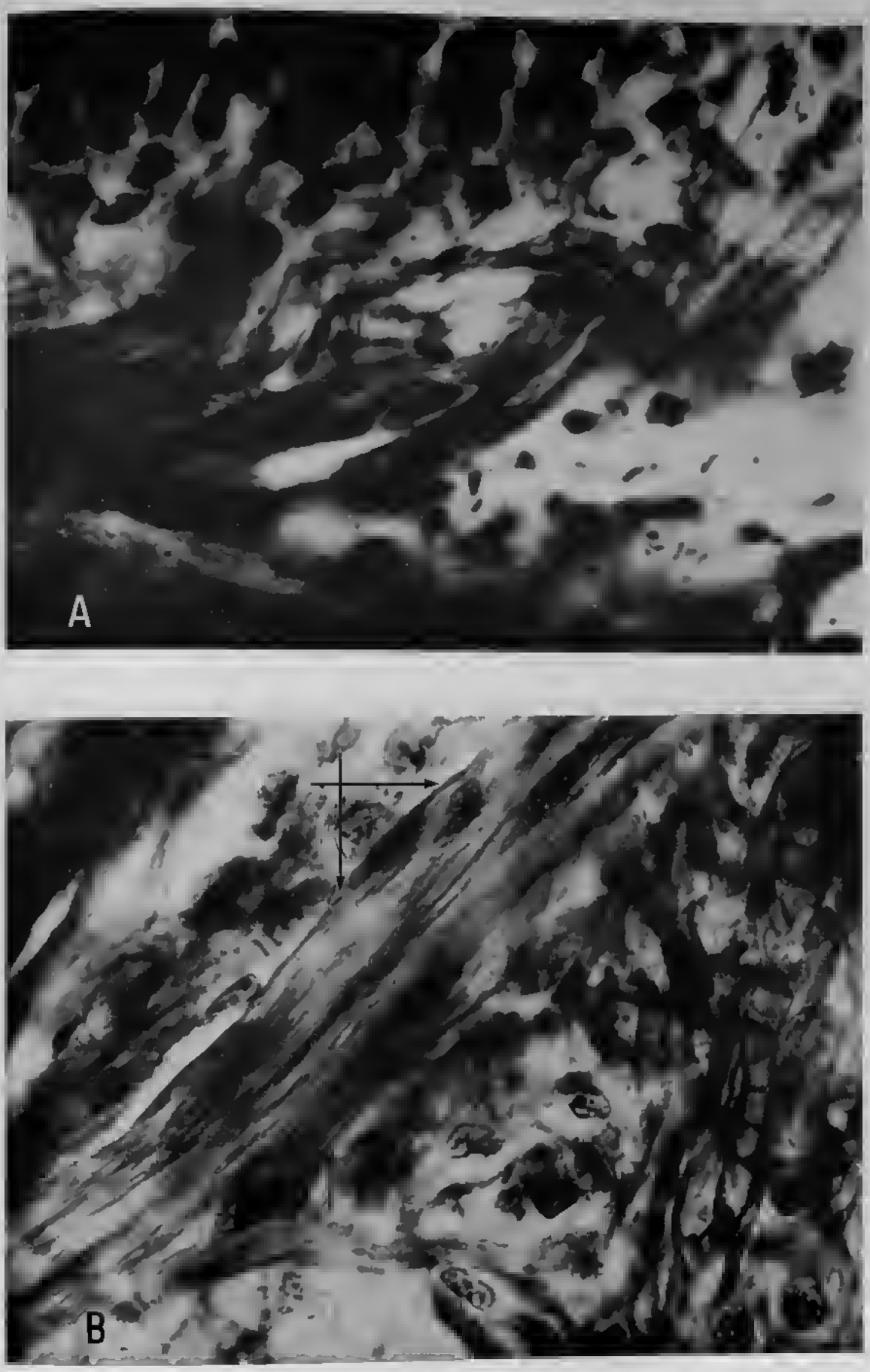


Fig. 24.

Source : MNHN, Paris

b) Des filets septaux du nerf issu du ganglion sphéno-palatin (de Meckel) et que selon la terminologie adoptée on appelle : nerf sphéno-palatin, naso-palatin, nasal, nasal postérieur. Ce nerf véhicule une double innervation :

1° Des fibres sensitives provenant de la branche maxillaire du trijumeau et qui, sans relais dans le ganglion de Meckel, forment la plus grosse partie du nerf sphéno-palatin.

2° Des fibres du système nerveux autonome ayant elles-mêmes deux origines :

— fibres orthosympathiques provenant du centre cranio-facial de la corne latérale de la moelle relayant dans le ganglion cervical supérieur et passant dans le ganglion sphéno-palatin, mais sans y relayer ;

— fibres parasympathiques ayant une synapse dans le ganglion et dont le protoneurone provient du noyau lacrymo-muco-nasal (Protubérance) par le nerf vidien.

c) Persistant vraisemblablement chez l'adulte, des ramifications du nerf terminal se rendant à l'aire septale ainsi qu'à l'hypothalamus. Le nerf terminal serait à la fois un nerf de la sensibilité et un nerf végétatif (Pearson 1941, Larsell 1950).

a) Nerf voméro-nasal

Chaque neurone bipolaire envoie sans relais, comme le fait le neurone olfactif, son axone directement de l'épithélium au bulbe olfactif accessoire. Ces axones pénètrent dans le chorion par petits faisceaux (Fig. 24, A) et montent obliquement d'avant en arrière vers la zone sus-épithéliale en passaot tous par la face interne de la zone péri-épithéliale (Fig. 15, B). Au cours de leur ascension, les faisceaux se groupent en paquets de plus en plus importants.

Les fibres du nerf voméro-nasal n'ont pas de gaîne de myéline décelable et semblent aussi peu argentaphiles que celles du nerf olfactif. Sur des coupes traosversales colorées par la méthode de Holmes ou de Bodian, les sections des ramifications du nerf se reconnaissent aisément à des plages claires desquelles ne ressortent que les cellules de Schwann et le fin pointillé des fibres compartimentées par les périnèvres.

Le diamètre de la fibre voméro-nasale varie de 0,15 à 0,30 μ (sur des préparations fixées au formol) c'est dire qu'il est comparable à celui de la fibre olfactive. Les faisceaux de fibres (Fig. 24, B) regroupés en 2 ou 3 paquets plaqués contre la branche interne du cartilage paraseptal parcourent d'avant en arrière à des niveaux différents et dans des plans frontaux la région glandulaire sus-épithéliale (Fig. 9).

A 6 mm environ de l'extrémité antérieure de l'organe, les ramifications du nerf voméro-nasal quittent le chorion annexé par les glandes, se groupent en un tronc unique qui progresse dans la muqueuse olfactive du septum, d'abord oblique en haut et en arrière, puis franchement antéro-postérieur jusqu'à la lame criblée, après un trajet de 6 à 7 mm (Fig. 25, A).

Ce nerf voméro-nasal est beaucoup plus long et plus gros que les filets olfactifs de la première paire au milieu desquels il traverse la lame criblée à peu près en son milieu.

Son trajet intra-crânien l'amène enfin au bulbe olfactif accessoire qu'il atteint après avoir contourné le bulbe olfactif. Le bulbe olfactif accessoire est une région individualisée entre bulbe et pédoncule olfactif. L'architectonie du bulbe olfactif accessoire est comparable à celle du bulbe principal, l'étalement des fibres du nerf voméro-nasal formant la première (*Stratum fibrorum*) des 8 couches qui comprennent ces formations (Stephan 1965). L'étude comparée de Stephan montre combien le bulbe olfactif accessoire est développé chez les Prosimiens. Chez *Microcebus murinus*, il l'est particulièrement sous forme d'une éminence isolée, dorso-caudale et latérale par rapport au bulbe olfactif (Fig. 25, B).

b) Ramifications du nerf sphéno-palatin

Des trois systèmes innervant l'organe de Jacobson, seules les afférences sensitives du trijumeau seraient myélinisées. Les colorations myéliniques et le fait que les fibres en question ont un diamètre plus important (0,7 à 3,5 μ) que celles des deux autres systèmes nerveux de l'organe, permettent donc de dissocier les ramifications du nerf sphéno-palatin (Fig. 26, A) en

Source : MNHN, Paris

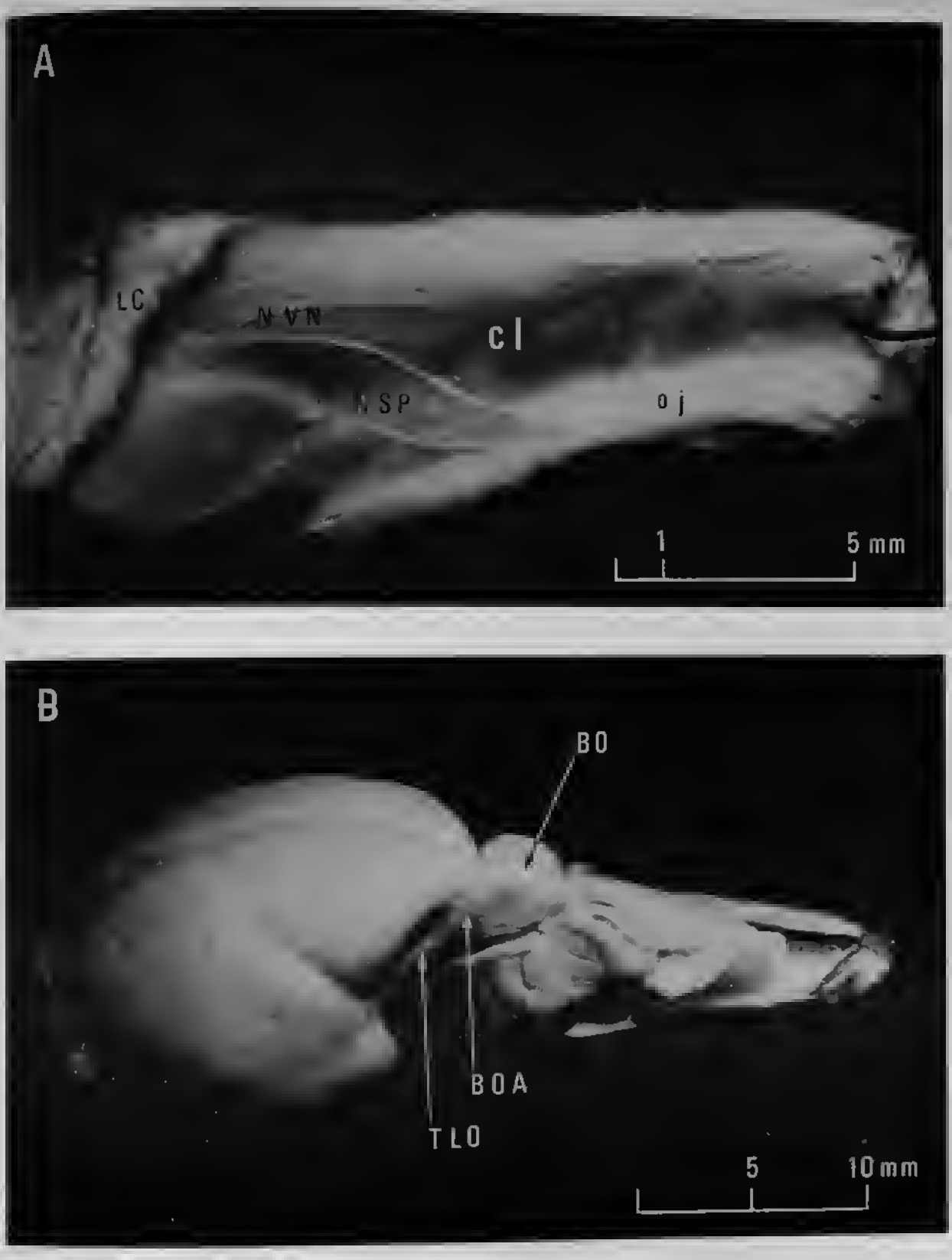


Fig. 25 (voir légende au verso).

Source : MNHN, Paris

Fig. 25. — Neuro-anatomie de l'organe de Jacobson.

A : Dissection des nerfs voméro-nasal et sphéno-palatin. (cl : cloison ou septum des fosses nasales. LC : lame criblée. NVN : nerf voméro-nasal. NSP^3 : branche septale du nerf sphéno-palatin. oj : organe de Jacobson).

B : Dissection des bulbes olfactifs. (BO : bulbe olfactif droit. BOA : bulbe olfactif accessoire. TLO : tractus latéral olfactif).

Fig. 26. — Innervation de l'organe.

A : Les 3 éléments nerveux du chorion de l'organe de Jacobson. (1 : Fibres du nerf voméro-nasal = fines et peu colorées. 2 : Fibres trigéminales du sphéno-palatin = nettement plus épaisses et colorées. 3 : Fibres du plexus périphérique = soit terminales, soit contingent autonome du nerf sphéno-palatin).

Bielschowsky. × 800.

B : Rameau du nerf sphéno-palatin satellite du vaisseau principal (ici dédoublé).

Holmes — Luxol-fast blue. × 400.

C : Problème des terminaisons libres. Fibres de la région du bourrelet supéro-externe semblant pénétrer dans l'épithélium vibratile.

Bielschowsky. × 800.

D : Problème posé par le plexus périphérique. Ramifications dans le chorion de l'épithélium sensoriel Il est difficile de savoir si les axones dont on voit (à droite du cliché) une des cellules d'origine, appartiennen au système terminal ou au système végétatif autonome, issu du nerf sphéno-palatin.

Bielschowsky. × 400.

Fig. 27 (voir p. 249). — Plexus périphérique du chorion.

Types cellulaires :

A : Cellule multipolaire — Bielschowsky. × 2 000.

B : Cellule bipolaire — Bielschowsky. × 2 500.

Rôle possible du plexus :

C : Innervation glandulaire (gl = 2 acini). Le faisceau d'axones qu'on peut distinguer à gauche du cliché (grosse flèche), semble se distribuer à la base des cellules glandulaires (flèches fines).

Bielschowsky. × 2 000.

D : Innervation vasculaire. 2 cellules bipolaires étroitement appliquées contre la paroi d'un capillaire (cp).

Bielschowsky. × 2 500.

Source : MNHN, Paris

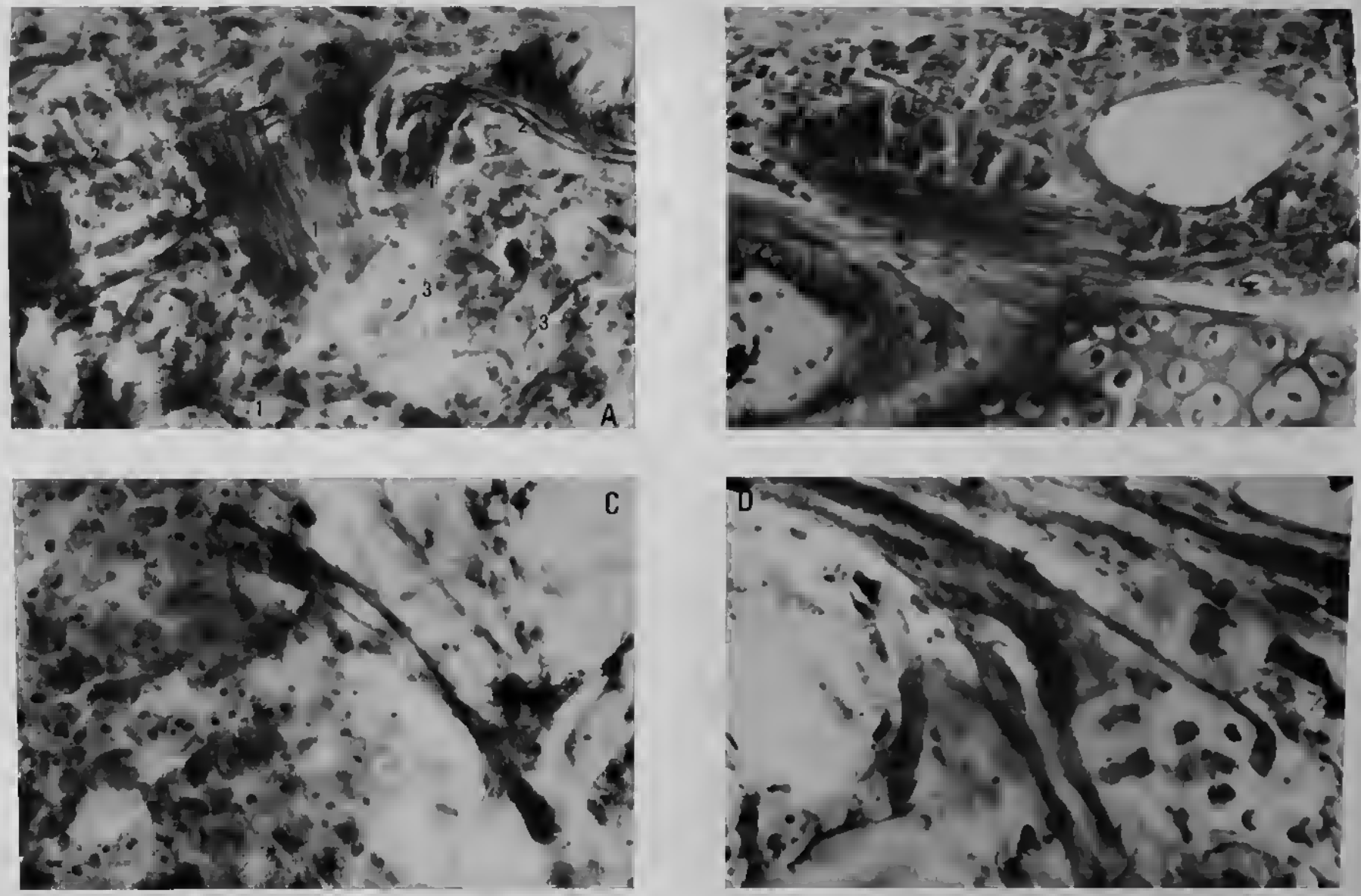


Fig. 26.

Source : MNHN, Paris

tenant compte du fait qu'un certain contingent de fibres végétatives pourrait s'associer aux fibres trigéminales dans la gaine du nerf.

Le nerf sphéno-palatin entre dans les fosses nasales par le trou sphéno-palatin avec l'artère homonyme. Il se divise immédiatement en un rameau latéral et un rameau médian qui suit le bord de la lame horizontale de la cloison. Ce rameau, bien visible à la dissection dans la muqueuse septale (Fig. 25, A) est situé plus bas que le nerf voméro-nasal ; la majorité des faisceaux qui le composent descend obliquement à l'extérieur puis au-dessous de la branche externe du cartilage paraseptal pour se poursuivre en avant dans l'angle de la cloison du plancher des fosses nasales ; elle se distribue ainsi à toute la surface septale qu'elle soit olfactive ou respiratoire. Cependant dès l'arrivée du rameau médian dans la cloison, quelques filets s'en étaient détachés pour se rendre aux formations voméro-nasales.

Sur les coupes sériées, en effet, on repère deux de ces filets dans le chorion glandulaire du septum bien en arrière de l'extrémité postérieure du tube épithélial. Au niveau de l'organe, les faisceaux myéliniques semblent avoir deux localisations :

Des fibres disséminées par petits faisceaux dans tout le chorion mais principalement dans la zone glandulaire (Fig. 26, A).

— Un tronc un peu plus important, satellite du gros vaisseau érectile externe (Fig. 26, B) qu'il longe sur sa face supérieure jusqu'à environ 1 mm du carrefour vasculaire (Kerkhoff, 1924, a trouvé la même localisation chez le cheval).

c) Ramifications du nerf terminal

Le nerf terminal découvert en 1894 par Pinkus chez le Protoptère semble exister chez tous les Vertébrés sauf les Cyclostomes et les Oiseaux (Kölmer 1926). Cet auteur ajoute que les cellules ganglionnaires constituant le nerf n'ont pas été retrouvées chez les Primates adultes.

Au stade embryonnaire les neurones sont regroupés à la face externe du bulbe olfactif en une masse que Dölkhen (1909) a nommé « ganglion terminal » et dont Pearson (1941) a suivi la progression à partir de l'organe de Jacobson, montrant que « le nerf terminal est lié bien plus intimement au développement du nerf voméro-nasal qu'à celui du nerf olfactif ». Chez l'adulte, de plus, les cellules ganglionnaires sont disséminées le long du trajet du nerf. L'extension périphérique du nerf terminal a été décrite en 1917 par Brockover comme organisée en un système de fibres et de cellules ganglionnaires logé dans la sous-muqueuse du septum nasal, le plexus terminal. Une partie des fibres suit exactement le trajet du nerf voméro-nasal, l'autre se distribue dans la région de la cloison située en avant de l'organe de Jacobson (Huber and Guild 1913 chez le Lapin, Maccotter 1915 chez le fœtus humain, ainsi que Pearson 1941).

En fait c'est à Larsell (1950) que revient le mérite d'avoir entrepris d'élucider la nature et la distribution exacte du nerf dans la muqueuse voméro-nasale. Pour Larsell le système est double et comprend :

— Une composante centripète sensitive. Ce sont des terminaisons libres dans la partie profonde de l'épithélium, menant à des cellules ganglionnaires bipolaires qui envoient leurs axones soit dans les noyaux septaux, soit dans la région commissurale, soit dans le tubercule olfactif.

— Une composante centrifuge motrice ayant son origine dans la région supra-optique. Le neurone effecteur est une petite cellule multipolaire de type végétatif, celle-ci se groupe en petits amas ganglionnaires disséminés dans le plexus terminal. Les axones se distribuent à la fois aux glandes et aux vaisseaux du chorion de l'organe. L'auteur émet l'hypothèse que les terminaisons libres centripètes sont des chémorécepteurs dont les influx permettraient de façon réflexe le contrôle de l'activité des glandes et des vaisseaux.

Le nerf terminal serait en somme un nerf autonome des structures voméro-nasales (et de toute la sphère olfactive), il participerait à la mise en condition végétative du récepteur sensoriel.

Source : MNHN, Paris

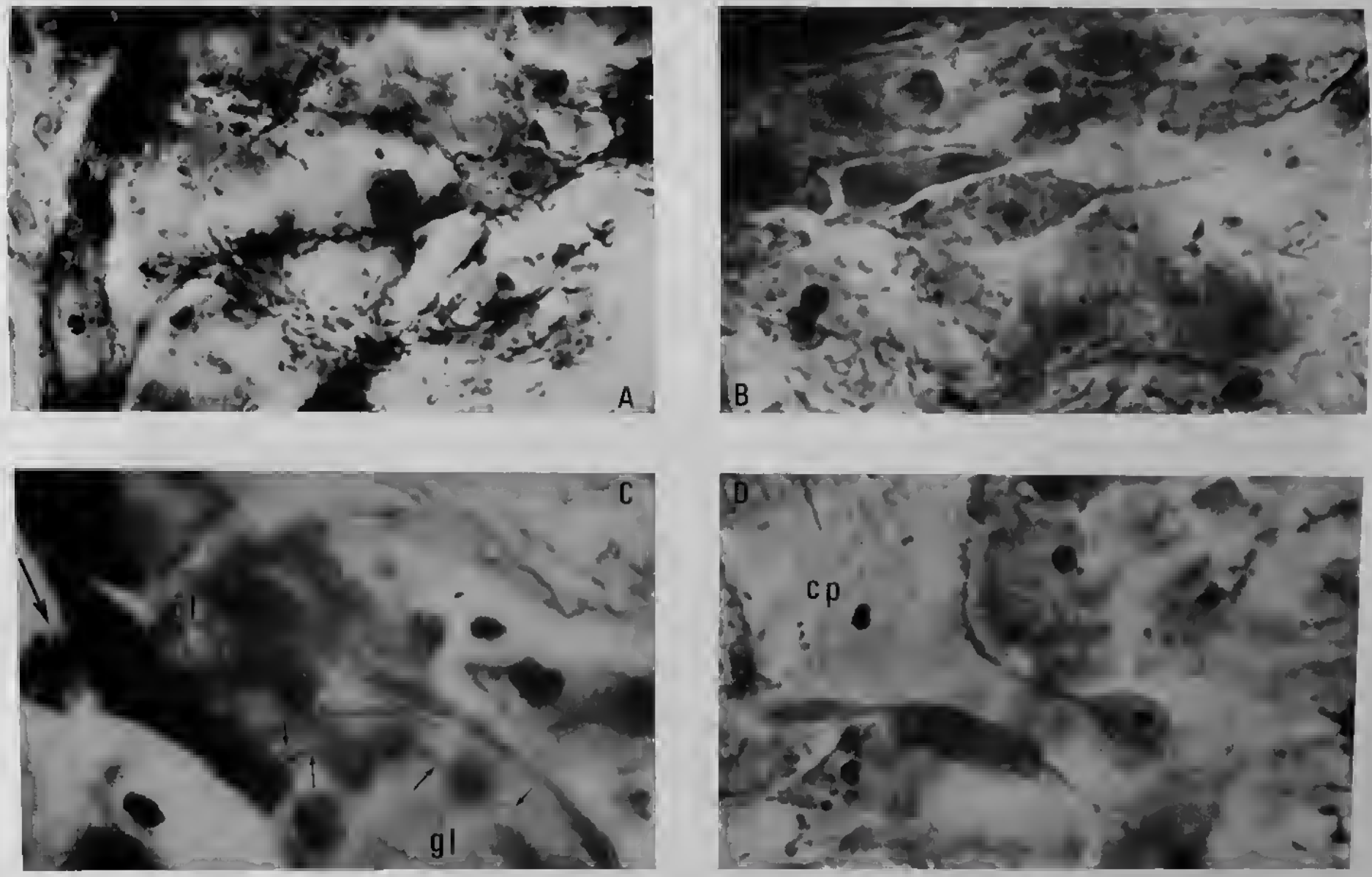


Fig. 27.

Source · MNHN, Paris

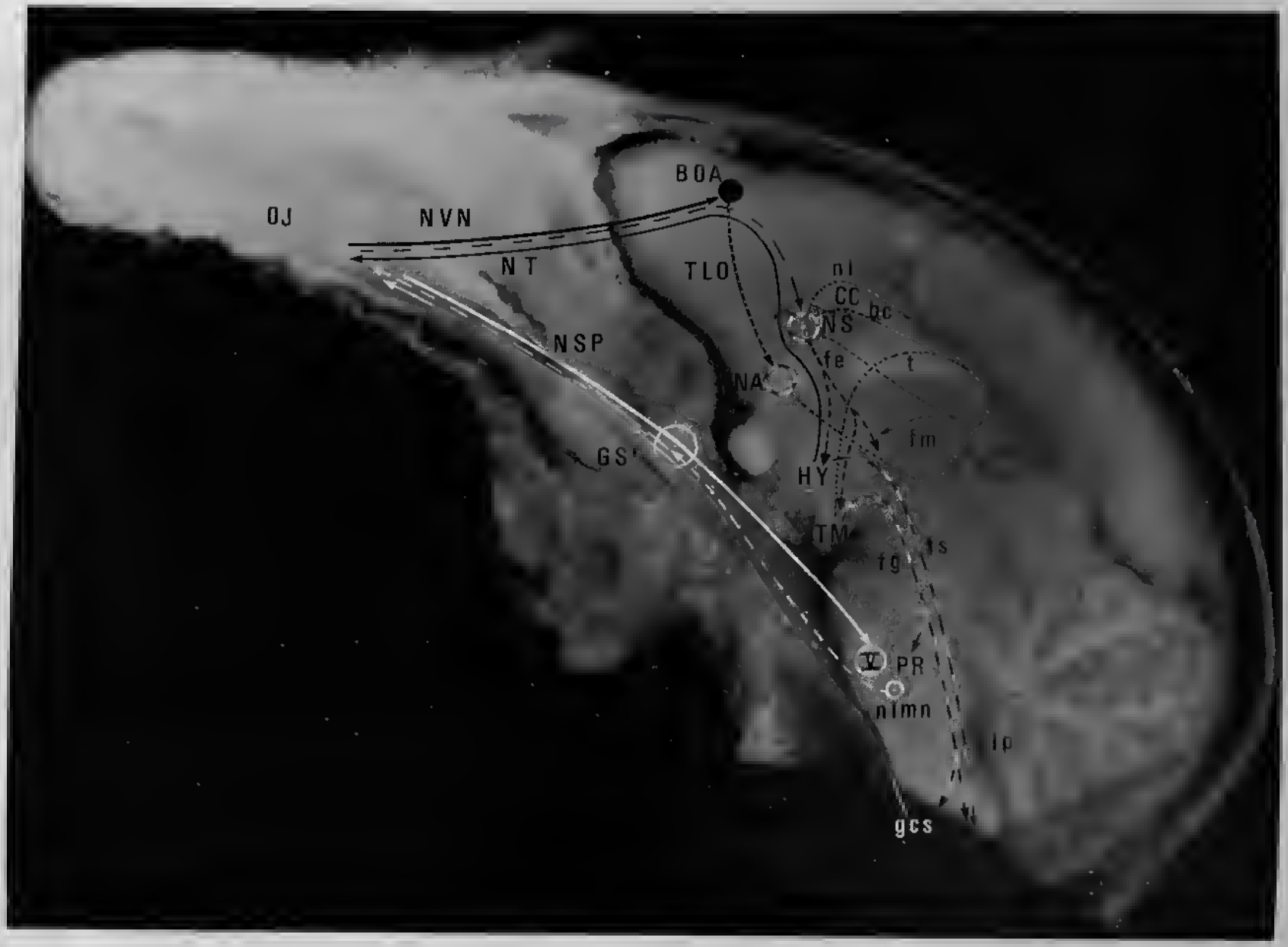


Fig. 28.

Source · MNHN, Paris

FIG. 28. — Schéma hypothétique des voies et des centres nerveux pouvant intéresser le fonctionnement de l'organe de Jacobson (OJ).

Système voméro-nasal

NVN : nerf voméro-nasal (trait plein épais)
BOA : bulbe olfactif accessoire
TLO : tractus latéral olfactif
NA : noyaux amygdaliens du rhinencéphale

Système sphéno-palatin

NSP : nerf sphéno-palatin
fibres végétatives parasympathiques (tirets)
fibres végétatives orthosympathiques (trait plein fin)
fibres sensitives (trait plein épais)
GSP : ganglion sphéno-palatin
V : noyau sensitif du trijumeau

Système terminal

NT : nerf terminal
neurones centripètes (tirets)
neurones centrifuges (trait plein fin)
NS : noyaux septaux du rhinencéphale

Voies d'association et de projection du rhinencéphale

Voie directe (petits tirets)
— fe : faisceau olfactif basal d'Edinger

Voies indirectes (pointillés)
— Association des aires olfactives corticales
nl : nerf de Lancisi
cc : corps calleux
— Projection des noyaux amygdaliens
bc : bandelette 1/2 circulaire
— Système hippocampo-mamillaire
t : trigone
— Projection des noyaux septaux
fm : faisceau rétro-réflexe de Meynert.

Centres végétatifs supérieurs

Hy : hypothalamus
Tm : tubercules mamillaires
fs : faisceau de Schutz
blp : bandelette longitudinale postérieure

Centres végétatifs inférieurs

Pb : protubérance
nlmn : noyau lacrymo-muco-nasal parasympathique
gcs : ganglion cervical supérieur recevant les influx du centre médullaire supérieur orthosympathique.

Source : MNHN, Paris

d) Les deux problèmes posés par l'innervation de l'organe de Jacobson

La majorité des auteurs ayant travaillé sur le nerf terminal (Huber and Guild 1913, Brockover 1917, Pearson 1941, Larsell 1950) signalent que le nerf terminal prend mieux certains colorants (argentiques notamment) que le nerf voméro-nasal. Si donc nous n'avions que ces deux nerfs en présence, la localisation des terminaisons nerveuses dans l'organe de Jacobson ne s'accompagnerait d'aucune équivoque. Malheureusement nous ne disposons d'aucun moyen histologique pour distinguer clairement les fibres issues de la gaine myélinique du nerf sphéno-palatin des fibres amyéliniques du nerf terminal. Cette difficulté pose dans notre matériel deux problèmes : celui des terminaisons libres de l'épithélium d'une part, celui du plexus terminal de l'autre.

1) Les terminaisons libres

La confusion pourrait se faire ici entre des fibres trigéminales sorties de leur gaine de myéline et des fibres terminales.

Il existe indubitablement des faisceaux myélinisés dans la zone supéro-externe du bourrelet et sous l'épithélium vibratile, mais, si sur des coupes colorées par la méthode de Bielschowsky il nous semble avoir vu des fibres pénétrer l'épithélium (Fig. 26, C) nous n'avons pu mettre en évidence l'image idéale d'un faisceau myélinisé livrant les terminaisons libres que décrit Kolmer (1926).

D'autre part, nous n'avons pu retrouver dans l'épithélium sensoriel des terminaisons libres correspondant à celles que Larsell (1950) a trouvées dans l'épithélium olfactif de la Souris. En fin de compte, si l'on admet avec Pearson (1941) et Larsell (1950) que les terminaisons du nerf terminal dans l'organe de Jacobson suivent la topographie du nerf voméro-nasal, nous pouvons déduire que les fibres observées dans la région non sensorielle de l'épithélium seraient vraisemblablement des fibres trigéminales.

2) Le plexus périphérique

La confusion aurait lieu entre le système du nerf terminal et le contingent végétatif provenant du ganglion sphéno-palatin (Fig. 26, D). En effet Larsell (1950), qui a décrit le plexus terminal, reconnaît lui-même la possibilité d'une participation autonome, tout en affirmant qu'on doit considérer que le plexus périphérique et ses ganglions appartiennent entièrement au nerf terminal. Nous ne pouvons donc nous prononcer et peut-être la solution la plus sage est-elle d'admettre que les deux systèmes puissent entrer en jeu. Quoi qu'il en soit, ce plexus est extrêmement développé, dans le chorion de toute la zone sensorielle, contre la base de l'épithélium et surtout immédiatement au-dessus de l'organe, entre l'épithélium et les glandes. Les neurones sont de deux types : multipolaires (Fig. 27, A) et bipolaires (Fig. 27, B) de petite taille ; ils semblent envoyer leurs axones à la fois au pôle basal des glandes (Fig. 27, C) et aux vaisseaux (Fig. 27, D).

e) Conclusion

La complexité de l'innervation de l'organe de Jacobson impose la prudence quant aux résultats qu'on peut obtenir de l'histologie seule. Des expériences de dégénérescence ainsi que des coupes sériées comparées entre embryons et adultes permettraient de départager exactement la distribution périphérique du nerf terminal de celles que peuvent avoir les deux composantes du nerf sphéno-palatin. Les différentes voies nerveuses envisagées sont schématisées sur la figure 28.

Nous conclurons en disant qu'en dehors du nerf voméro-nasal existent, chez le Microcèbe :

— des ramifications myélinisées du nerf sphéno-palatin comportant les fibres sensitives trigéminales,

— un plexus périphérique semblant contrôler glandes et vaisseaux du chorion.

Source : MNHN, Paris

III. — ÉLÉMENTS POUR UNE COMPARAISON QUANTITATIVE AVEC D'AUTRES MAMMIFÈRES

Les seules mesures comparatives que nous possédons sur les formations voméro-nasales ont été données par Negus (1958). Ces mesures sont de deux types : d'une part celles qui, s'appliquant à l'organe lui-même, cherchent à mettre en valeur l'importance de l'appareil sensoriel, d'autre part celles qui portent sur les voies de communication et reflètent la plus ou moins grande facilité avec laquelle le matériel à analyser parvient au contact de cet appareil sensoriel.

A) COMMUNICATIONS DE L'ORGANE DE JACOBSON

Negus insiste sur le fait que les mensurations faites d'après des coupes histologiques n'ont qu'un intérêt comparatif puisqu'elles ne correspondent pas aux valeurs qu'on trouverait sur l'animal vivant. En effet, outre les rétractions dues au traitement, il faudrait tenir compte, au moins chez certaines espèces (le Chien, notamment), de ce que le canal naso-palatin est capable d'une certaine expansion. Chez le Microcèbe, bien qu'il ne semble pas qu'un système musculaire puisse agir sur l'ouverture de la fente naso-palatine comme G. Mann (1961) le décrit chez les Chiroptères, il existe néanmoins entre les deux communications tout un réseau de fibres élastiques (Fig. 29, A) et c'est sans difficulté qu'on peut introduire dans la partie antérieure des fentes une minutie d'un diamètre de 225 μ avec laquelle il est possible également de pénétrer le canal évacuateur de l'organe (Fig. 29, B).

Pour tabler sur des mesures qui puissent se comparer à celles de Negus, nous reproduirons au bas du tableau qu'il donne pour les Mammifères, les valeurs concernant le Microcèbe, en ne considérant, comme l'auteur, que les plus petites valeurs constatées, puisqu'il s'agit d'ouvertures non circulaires.

TABLEAU I

D'après Negus 1958

	Canal évacuateur de l'organe		Foramen Incisif	
	Diamètre μ	Longueur μ	Diamètre μ	Longueur μ
Cavia porcellus	18	220		
Lepus cuniculus	27 à 31,5	240		
Felis domestica	31 à 40	360	50	
Canis familiaris	45	400	10 à 90	
Microcebus murinus	31	240	30 à 50	600

Source : MNHN, Paris

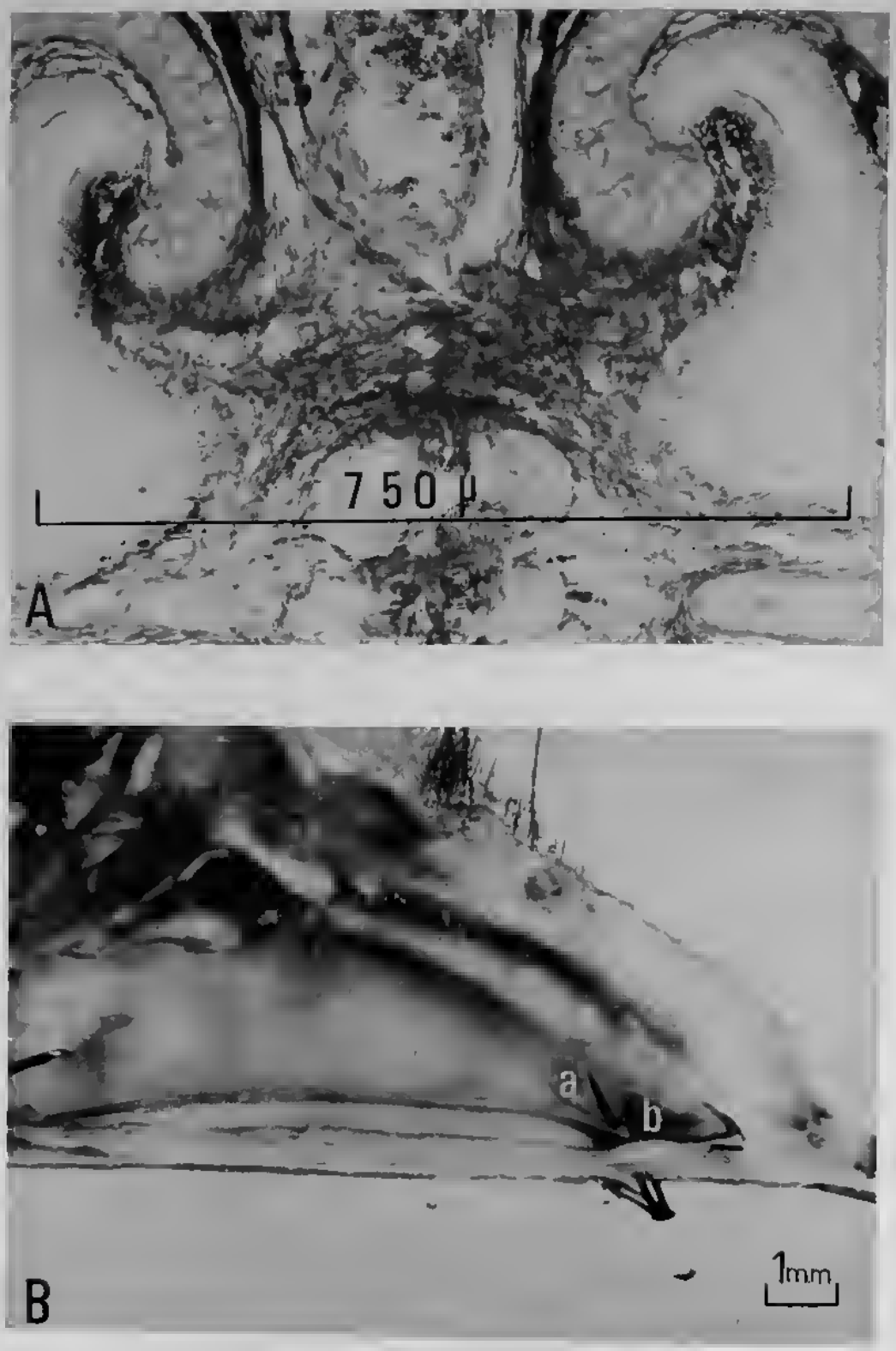


FIG. 29.

Source : MNHN, Paris

Il ressort de cette comparaison que la largeur (le « diamètre ») des deux communications est, chez le Microcèbe, comparable à celle des autres Mammifères étudiés. Cependant, comme le fait remarquer NEGUS, l'ouverture « utile » de ces communications dépend plus de leur forme que de leur diamètre. C'est précisément pourquoi les valeurs à considérer sont en fait supérieures. On ne voit pas pourquoi ce qui pénétrerait dans les formations voméro-nasales ne le ferait pas de préférence à l'endroit le plus large, c'est-à-dire à l'extrémité antérieure de chacune des ouvertures. Ainsi, la largeur « utile » du canal évacuateur de l'organe de Jacobson serait de 50 à 60 μ, celle du foramen incisif de 70 à 90 μ. Nous pouvons déduire des remarques soulevées à propos des mesures *in vitro* que sur l'animal vivant ces ouvertures sont vraisemblablement encore plus larges et, qu'en définitive, l'accessibilité à l'organe est, chez le Microcèbe, au moins aussi bonne que chez les quelques espèces auxquelles nous pouvons le comparer.

TABLEAU II

(D'après NEGUS, modifié)

Les valeurs précédées d'un * ont été complétées d'après nos propres mesures.

		Cavia porcellus	*Lepus cuniculus*	*Felis domestica*	*Canis familiaris*	*Microcebus murinus*
Longueur des fosses nasales en mm			34	*40 à 45	90	17
Longueur de l'organe de Jacobson en mm		5 (selon PLANEL 1951)	11,2	10,4	*35 à 45	9
Longueur de la portion sensorielle en mm			9,6	6,4	18,5	5,4
Lumière de l'organe de Jacobson	Grande dimension en mm	0,80	0,46	0,92	0,62	0,27
	Petite dimension en mm	0,20	0,22	0,23	0,3	0,15
	Surface en mm²	0,16	0,10	0,22	0,18	0,04
Rapport des « Surfaces » de NEGUS : Lumière de l'organe de Jacobson / Cavité des fosses nasales			1/187	1/175		1/170
Longueur de l'organe / Longueur des fosses nasales rapportée à 10			3,3	2,4	4,4	5,3
Longueur de la portion sensorielle / Longueur des fosses nasales rapportée à 10			2,9	1,5	2,0	3,2

FIG. 29. — A : Fentes naso-palatines coupées dans un plan intermédiaire entre le plan frontal et le plan transversal. Les fibres élastiques remplissent l'espace compris entre les 2 fentes sous la portion en « faucille » du cartilage paraseptal. Orceine — Pic.

B : Organe gauche coupé frontalement. La minutie -a- passe dans la fente naso-palatine et ressort dans les fosses nasales ; la minutie -b- a été introduite dans le canal évacuateur de l'organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

B) APPAREIL SENSORIEL DE L'ORGANE DE JACOBSON

1° — COMPARAISONS DE NEGUS

Pour avoir une idée de l'importance relative de l'organe de Jacobson et des fosses nasales en tant que récepteurs sensoriels, Negus compare dans les deux cas ce qu'il nomme « cross sectional area ». Cette surface fictive représente la surface des cavités soit voméro-nasales, soit nasales calculées sur les coupes transversales où les épithéliums sensoriels, soit jacobsonien, soit olfactif, offrent un développement maximum. Il est évident que la structure très différente du rhinarium d'une espèce à l'autre rend cette comparaison aléatoire et que ce qu'il faudrait comparer est le rapport des surfaces réellement occupées par les deux types d'épithélium. Les mesures de Negus, encore que limitées à trop peu d'espèces, apportent malgré tout des données qu'il est intéressant de confronter avec les résultats obtenus sur le Microcèbe.

Deux constatations s'imposent à la lecture du tableau (II) que nous avons complété à partir de celui de Negus :

— L'importance du développement de l'organe de Jacobson chez le Microcèbe. Seules les mensurations portant sur les longueurs comparées ont une signification ici. Non seulement notre animal (60 g) possède un organe dont l'extension est de l'ordre de celle qu'elle peut avoir chez des animaux 50 fois plus gros, comme le Lapin ou le Chat, mais si l'on rapporte cette longueur (ou celle de sa portion sensorielle) à la longueur des fosses nasales on concluera que relativement, les formations voméro-nasales sont plus développées chez le Microcèbe.

— La constance du rapport de Negus $\frac{\text{lumière de l'O. Jacobson}}{\text{cavité des fosses nasales}}$ montre que chez les Prosimiens la sphère voméro-nasale peut très bien ne pas subir de régression par rapport à la sphère olfactive.

2° — CALCUL DU NOMBRE DE RÉCEPTEURS

Que l'on cherche à comparer des organes de Jacobson entre eux ou avec la muqueuse olfactive, la seule façon d'envisager une étude quantitative valable du matériel sensoriel est de tenter une approximation du nombre des récepteurs.

a) Technique utilisée

Etant donné la forme tubulaire de l'organe de Jacobson, le calcul serait relativement simple si les récepteurs étaient uniformément répartis à la surface de l'épithélium ; malheureusement il n'en est rien, le nombre des récepteurs varie aussi bien d'avant en arrière que dans le sens transversal. Cependant, comme à chaque prolongement périphérique correspond un noyau — nous l'avons vu — facilement identifiable, on peut, à partir de coupes transversales avoir une idée, non pas du nombre mais de la variation du nombre de ces récepteurs et corriger ainsi le calcul par unité de surface que l'on aura obtenu sur des coupes tangentielles.

1) Développement de la surface sensorielle

A partir d'une série de coupes transversales on agrandit une vingtaine de coupes d'épaisseurs identiques, choisies à intervalles réguliers tout au long de l'organe. Sur chaque coupe on mesure le développement de la section — c'est-à-dire la concavité interne du croissant — de l'épithélium neuro-sensoriel et on reporte cette dimension de part et d'autre d'un axe représentant avec le même agrandissement la longueur totale de la partie sensorielle de l'organe mesurée en son milieu.

Cet axe médian partage donc symétriquement la surface ainsi développée.

2) Représentation de la variation de la densité des neurones

Sur chaque coupe transversale utilisée dans l'opération précédente on délimite à l'aide d'un réticule des bandes d'épithélium de largeur donnée, régulièrement espacées d'un angle à l'autre du croissant sensoriel (Fig. 30). On compte plusieurs fois le nombre de noyaux neuro-sensoriels

Source : MNHN, Paris

contenus dans chaque bande et l'on reporte sur la surface développée, selon leurs coordonnées exactes (c'est-à-dire à la bonne distance de l'extrémité antérieure de la surface dans le sens longitudinal et à la bonne distance de l'axe médian dans le sens transversal), les moyennes des comptages effectués. On obtient ainsi un ensemble de points donnant directement les concentrations nucléaires transversales mais reflétant en même temps la variation du nombre de récepteurs que l'on pourrait trouver d'un endroit à l'autre de la surface développée de l'épithélium. Il faut ensuite relier entre eux les points de concentration identique pour schématiser, un peu à la manière des courbes de niveau d'une carte géographique, des zones où les neurones se groupent selon une même densité (Fig. 31).

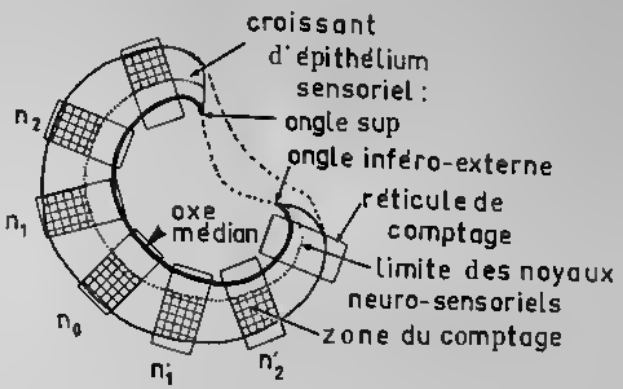


Fig. 30. — Variation de la densité neuronale dans le plan perpendiculaire à la surface de l'épithélium. Technique de comptage des noyaux à partir de bandes transversales d'épithélium sensoriel.
Ces bandes délimitées par un réticule oculaire ont une longueur constante et sont réparties à intervalles réguliers autour du milieu de la section de développement de la coupe (flèche), c'est-à-dire du point de passage de l'axe médian de la surface développée où seront reportés les nombres moyens trouvés (n_0, n_1, n_1, etc.).

3) Calcul du nombre probable de récepteurs par unité de surface épithéliale

Le calcul se fait sur des coupes tangentielles de l'épithélium par comptage direct des renflements terminaux des neurones mis en évidence par les colorants nerveux.

On corrige l'erreur (par excès) que peut introduire la projection non orthogonale de surfaces d'épaisseurs inégales en tenant compte de la pente de la coupe dans la surface sur laquelle se fait le comptage. Les sections tangentielles à la surface épithéliale sont nécessairement des coupes frontales. De ce fait, elles attaquent toujours l'épithélium dans sa partie la plus déclive. La succession des points les plus déclives par où passent les plans de coupe tangentiels dessine une ligne qu'on reproduit sur la surface développée (ligne blanche de la Fig. 31).

Grâce à cette ligne on pourra établir la correspondance entre la densité nucléaire des coupes transversales et la densité en récepteurs des coupes frontales. Il suffit pour cela de savoir en quel point de la ligne a été pratiqué le comptage, autrement dit de mesurer sur la coupe la distance qui sépare la zone du comptage du début de l'épithélium sensoriel et de la reporter sur la ligne. Par exemple, nous avons trouvé une moyenne de 13 récepteurs/100 μ^2 dans une zone tangentielle située à 1 700 μ du début de la surface. Cette distance reportée sur la ligne des coupes frontales montre que le prélèvement (marqué par une croix sur la Fig. 31) a été fait dans une zone où la densité nucléaire est de 16 à 17.

En répétant cette opération on aura les éléments suffisants pour établir un graphique (Fig. 32) représentant la corrélation entre les comptages sur coupes perpendiculaires et tangentielles et sur lequel on pourra lire directement la densité probable de récepteurs correspondant à chaque densité de noyaux.

4) Calcul du nombre total des récepteurs

Il suffit de mesurer l'étendue de chaque zone de la surface développée avec un planimètre et de multiplier celle-ci par la densité probable des récepteurs.

La somme de ces calculs conduit au total cherché.

Source : MNHN, Paris

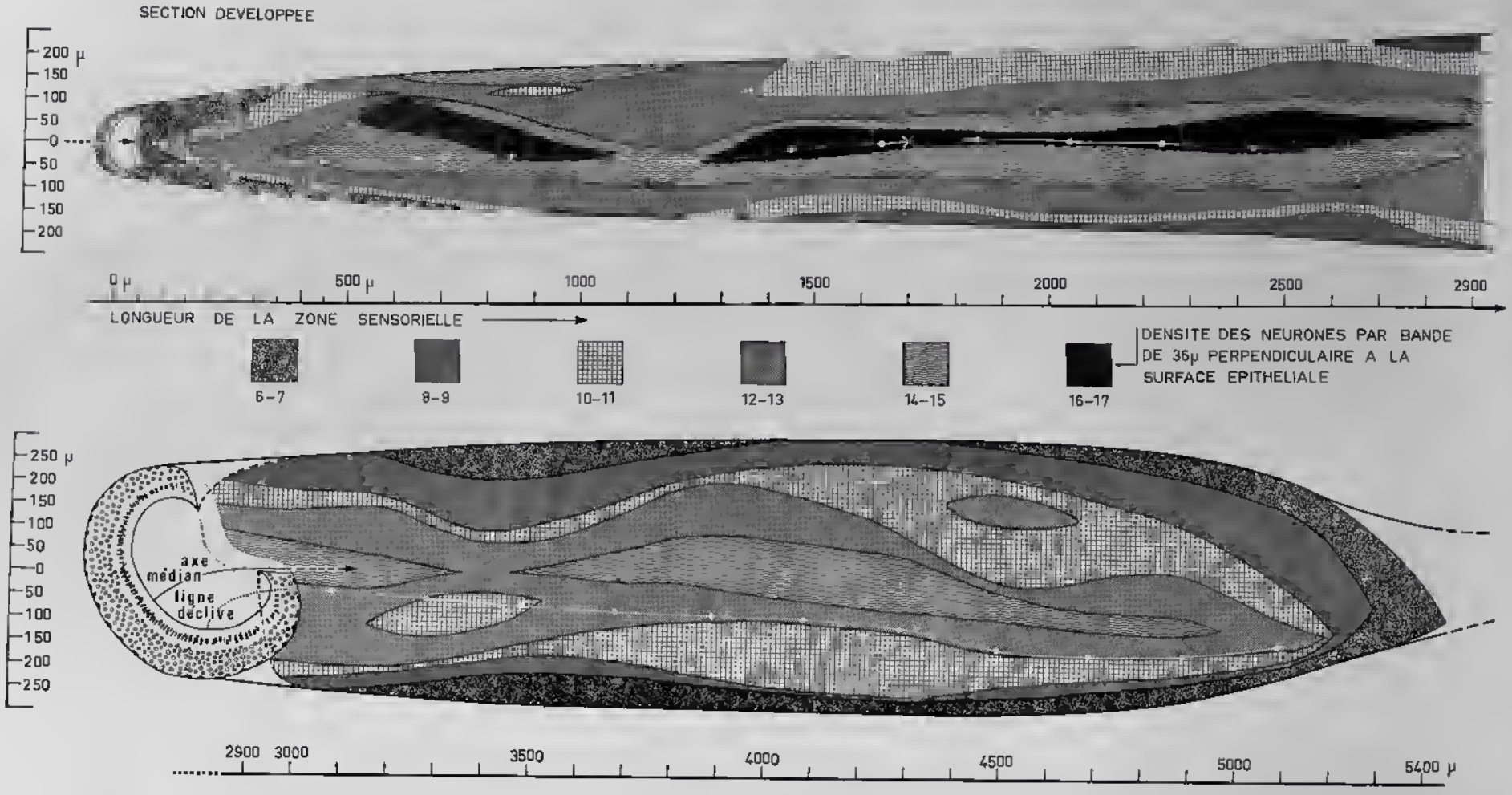


Fig. 31

Source · MNHN, Paris

b) Résultats

1) Densité des récepteurs dans l'organe de Jacobson

La surface développée de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson est reproduite sur la figure 31, elle mesure 2,367 mm². Son bord supérieur correspond à la limite supéro-interne, son bord inférieur à la limite inféro-externe du croissant épithélial des sections transversales. Les zones de concentration nucléaires identiques sont représentées de part et d'autre de l'axe médian.

Des comptages répétés montrent que, comme le laissait prévoir la différence des concentrations nucléaires au long de la ligne d'attaque des coupes frontales (points déclives du tube épithélial), la densité des récepteurs est variable (8,8 à 12,6/100 μ^2) selon l'endroit où a été faite la coupe. La corrélation entre la concentration nucléaire calculée sur les coupes transversales et celle des récepteurs calculée sur les coupes tangentielles est donnée sur le graphique ci-contre (Fig. 32).

Fig. 32. — Relations entre les densités moyennes des récepteurs à la surface de l'épithélium et sur des coupes perpendiculaires. Elle est donnée par des comptages tangentiels effectués le long de la ligne déclive.

Fig. 31. — Surface développée de l'épithélium sensoriel voméro-nasal d'un Microcèbe, sur laquelle a été schématisée la variation de la densité neuronale des coupes transversales. La ligne (blanche) des points déclives de la lumière de l'organe permet de savoir en quelle zone de la surface ont été faits les comptages sur des coupes tangentielles et par conséquent de dresser le graphique de la figure 32. En définitive, aux 6 zones distinguées sur le plan transversal, correspond la variation suivante du nombre moyen de récepteurs par 100 μ^2 de la surface : 5,25 ; 6,75 ; 8,25 ; 9,75 ; 11,25 ; et 12,75.

Source : MNHN, Paris

On peut dès lors interpréter la courbe des densités nucléaires comme celle des densités en récepteurs.

Les zones éloignées de l'axe médian auront évidemment une concentration en récepteurs plus faible, ce qui explique que la moyenne générale de cette concentration soit d'environ 9 récepteurs pour 100 μ^2, c'est-à-dire 90.000 au mm^2.

2) Vérification du schéma théorique des récepteurs

Il est intéressant de signaler que ces résultats concordent avec ceux que l'on peut obtenir directement à partir du schéma théorique que nous avons donné du récepteur (Fig. 16).

Il a été, en effet, constaté, d'une part, que les récepteurs se situaient aux angles d'un réseau hexagonal, formé par les cellules de soutien et que, d'autre part, chaque récepteur était séparé de son voisin par une distance variant de 1 à 2 μ. Comme le diamètre même du récepteur est de 1,5 μ, on en déduit que le côté (a) de l'hexagone varie de 2,5 à 3,5 μ.

A partir de ces données on peut calculer le nombre N de récepteurs par unité de surface :

— Surface d'un hexagone $= \frac{3}{2} a^2 \sqrt{3} \simeq 2{,}5 \times a^2$

— Nombre de récepteurs propres à chaque hexagone $= \frac{6}{3} = 2$

— Nombre de récepteurs par unité de surface de chaque hexagone $= \frac{2}{2{,}5 \times a^2}$

— Nombre de récepteurs rapporté à 100 μ^2 : $\frac{2 \times 100}{2{,}5 \times a^2} = N$.

Si a = 2,5 μ, N = 12 ; si a = 3 μ, N = 9 ; si a = 3,5 μ, N = 6.

La variation du N calculée correspond donc bien à celle que nous avons trouvée empiriquement.

3) Nombre total des récepteurs

Zones de la surface sensorielle développée où les densités nucléaires sont constantes			Surface des zones en μ	Nombre de récepteurs
Nombre de noyaux par champs	Correspondance en récepteurs par 100 μ^2			
	Intervalle	Moyenne		
16 à 17	12 à 13,5	12,75	95.000	12.055
14 à 15	10,5 à 12	11,25	445.000	49.840
12 à 13	9 à 10,5	9,75	687.500	66.687
10 à 11	7,5 à 9	8,25	532.500	43.665
8 à 9	6 à 7,5	6,75	350.000	23.450
6 à 7	4,5 à 6	5,25	253.000	13.390
Totaux			2.367.500	209.087

En définitive on trouve pour les deux formations voméro-nasales = 400.000 récepteurs pour une surface sensorielle de 4,735 mm^2, soit une densité d'environ 90.000 par mm^2.

Source : MNHN, Paris

4) Variation du nombre de récepteurs

— *Variations transversales.*

Si l'on découpe sur le développement de la surface sensorielle des bandes transversales de largeurs identiques, on constate que la densité des récepteurs diminue de part et d'autre de la zone médiane. Ainsi, dans le tube de Jacobson c'est au milieu de la concavité du croissant épithélial et dans sa partie déclive qu'on trouvera le maximum de récepteurs, alors qu'à ses extrémités inféro-externes et surtout supéro-externe, la densité est moindre. Il ne semble pas y avoir, par ailleurs, de corrélation très nette entre la densité nucléaire et la hauteur de l'épithélium neuro-sensoriel.

— *Variations longitudinales.*

Les calculs montrent qu'il existe aussi un gradient longitudinal de la concentration en récepteurs. Pour une même unité de surface il y a plus de récepteurs en avant qu'en arrière de l'organe. Si, sur nos bandes transversales, nous calculons la densité moyenne sur tous les récepteurs de chaque bande, le comptage donne 100 μ^2 = 12 récepteurs à 600 μ du début de l'épithélium sensoriel, mais à peine 8 à 600 μ de la fin.

— *Variations de la densité et nombre total des récepteurs.*

Transversales et longitudinales, ces variations font que la relation entre la quantité de surface sensorielle et le nombre des récepteurs n'est pas proportionnelle. Cependant si d'avant en arrière la densité moyenne diminue, la surface du tube, elle, augmente et en fin de compte le nombre total des récepteurs reste au long de l'organe à peu près constant.

5) Comparaison avec la muqueuse olfactive

La densité en récepteurs est beaucoup plus difficile à calculer avec exactitude dans les fosses nasales. En effet, la variation topographique de cette densité est beaucoup plus grande (elle peut passer du simple au double dans le revêtement du même cornet, c'est-à-dire de 80 à 160.000 récepteurs par mm²). De plus, il n'est pas possible de l'étudier à partir des sections perpendiculaires à l'épithélium puisque, contrairement à ce qui se passe dans l'organe de Jacobson, la discrimination entre cellules neuro-sensorielles et cellules de soutien est aléatoire. Il ressort néanmoins des comptages effectués sur des coupes tangentielles à la fois aux récepteurs voméro-nasals et olfactifs, que la proportion des premiers, par rapport aux seconds, est d'environ 2/3.

La différence des concentrations peut s'expliquer par la différence de la taille du noyau des neurones (Fig. 26), car nous avons constaté le rapport de 2/3 entre :

$$\frac{\text{diamètre moyen du noyau des neurones olfactifs}}{\text{diamètre moyen du noyau des neurones voméro-nasals}} = \frac{4{,}5}{6{,}5}.$$

Cette différence marquée dans la taille des noyaux des neurones est finalement le seul fait vraiment important qui sépare les deux épithéliums et peut-être correspond-elle à une différence de leur nature ou de leur fonctionnement.

Source : MNHN, Paris

IV — IMPORTANCE PHYLOGÉNIQUE DES FORMATIONS VOMÉRO-NASALES

Deux auteurs ont insisté sur l'importance phylogénique des cartilages de la région de l'organe de Jacobson : Broom (1895-1897, 1915) a surtout étudié la structure du cartilage para-septal, Christie Linde (1914) celle du cartilage du canal naso-palatin et de son prolongement.

A) LE CARTILAGE PARA-SEPTAL

Broom a constaté qu'il existait deux types fondamentalement différents dans la structure cartilagineuse de l'organe de Jacobson :

a) Un type primitif caractérisé par la présence d'une lame latérale externe (« outbar ») reliée, en avant à la partie supérieure du cartilage para-septal, en arrière à sa partie inférieure.

Cette lame correspondrait à la structure homologue des Echidnés que les anatomistes considèrent comme le vestige d'un turbinal primitif. Selon Broom elle existerait chez les Edentés, les Tubulidentés, les Marsupiaux, les Rongeurs et parmi les Insectivores, les Macroscélididés (1) ainsi que les Chrysochloridés. Les Tupaïdés possèdent aussi cette caractéristique.

b) Tous les autres Mammifères auraient un type évolué où l'on ne retrouve jamais la lame externe. Ce serait le cas, chez les Insectivores, des Tenrécoïdés, des Erinacéoïdés et des Soricoïdés.

La différenciation des deux types ne se limite pas à la lame externe. Dans le type primitif, l'armature cartilagineuse de l'organe voméro-nasal est entièrement constituée à partir de l'arc récurrent antérieur du plancher nasal ; dans le type évolué, au contraire, le cartilage paraseptal est une formation autonome à laquelle le cartilage récurrent n'ajoute que la partie supérieure à la branche montante.

Pour le type primitif, le cartilage ne se prolonge pas en avant de l'organe comme dans le type évolué chez qui sa forme concave vers le bas (inversée par rapport à ce qu'elle est en arrière), tout à fait caractéristique, l'a fait isoler par Christie Linde sous le nom de cartilage en faucille, protégeant le canal naso-palatin (Fig. 3, B ; Pl. I, 1 à 5).

Dans le type primitif enfin, contrairement au type évolué, l'organe lui-même est à la fois plus large et plus complexe (souvent diverticulé), il s'ouvre dans l'angle inféro-interne de la cavité nasale et non, plus bas, dans le canal naso-palatin.

Broom soutient que les différences entre ces deux types anatomiques sont suffisamment importantes pour servir de fondement à une classification des Mammifères dans laquelle aux Archaerhinata (type primitif) il oppose les Coenorhinata (type évolué).

On reconnaît avec Christie Linde (1914) que la distinction de Broom, toute fondée qu'elle soit, ne peut servir de critère pour une systématique qui ferait voisiner des Carnivores avec des Chiroptères, des Ruminants et des Prosimiens !

De plus, il semble qu'il existerait de nombreuses formes intermédiaires entre les deux types structuraux à l'intérieur même des groupes que Broom prétend distinguer. Par exemple, chez les Tenrécoïdés que ce dernier classe parmi les Coenorhinates, s'il n'y a pas de lame externe, il n'y a pas non plus de cartilage en faucille. Par contre Eloff (1951) décrit chez *Galago senegalensis* une barre externe qui, selon Broom, n'existe que chez les Archaerhinates.

Chez *Gymnura rafflesi*, Super-famille des Erinacéoïdés (Coenorhinate pour Broom), Christie Linde a retrouvé sur l'épithélium interne de l'organe, des replis longitudinaux caractéristiques d'un organe de Jacobson archaïque ; le même auteur constate également de nombreux traits primitifs dans la famille des Soricidés, typiquement Coenorhinate pour Broom. Enfin, comment ne pas être surpris que dans cette même famille des Soricidés certains embryons pré-

(1) Nous avons utilisé la classification de Simpson, 1945 (*Bull. of the Am. Mus. Nat. Hist.*, 85).

Source : MNHN, Paris

sentent une lame externe (*Crocidura russula*) et d'autres non (*Sorex araneus* ou *Neomys fodiens*).

Ces réserves faites, il n'en reste pas moins que le Microcèbe répond tout à fait au type évolué défini par Broom : Absence de lame latérale externe, cartilage paraseptal isolé, prolongé en avant par une portion en forme de faucille circonscrivant le canal naso-palatin dans lequel s'ouvre le canal évacuateur de l'organe de Jacobson, lui-même long, étroit et de structure simple. La ressemblance entre nos coupes sériées transversales et celles que Broom donne du genre *Gymnura* ou *Echinosorex* (Erinacéoïdés) est frappante. Ainsi l'anatomie de l'organe de Jacobson permet-elle un intéressant rapprochement entre certains Insectivores (fam. des Erinacéidés) et certains Prosimiens (fam. des Lémuridés).

B) LE CARTILAGE PALATIN

Il est extrêmement bien développé chez le Microcèbe, nous avons précédemment décrit ce prolongement postérieur du cartilage du canal naso-palatin.

Christie Linde (1914), qui l'a étudié en détail, en fait l'équivalent du processus palatinus que Gaupp a observé chez les Echidnés, lui-même considéré comme l'homologue du cartilage ecto-choanal de Lacerta. Il s'agit donc d'une formation extrêmement ancienne, mais qui existe chez des mammifères très divers et pas forcément primitifs : certains chiroptères par exemple. Christie Linde décrit le cartilage chez le Galago et le Cheirogale en insistant sur le fait qu'ils sont mieux développés chez les Lémuriens que chez les Tupayes. Sur une de nos coupes sagittales le cartilage du canal naso-palatin et le cartilage palatin atteignent à eux deux 1 300 μ. Parmi les espèces étudiées par Broom on trouve le cartilage (que cet auteur appelle cartilage postérieur du plancher nasal) aussi bien chez des *Archaerhinata : Lepus, Macroscelides proboscidens* (Macroscélidoïdés), *Chrysochloris asiatica* (Chrysochloroïdés pour Simpson) que chez des *Coenorhinata : Centetes ecaudatus* (Tenrécoïdés), *Talpa europeana* (Soricoïdés) et *Gymnura* (Erinacéoïdés).

Les rapports du cartilage palatin avec le cartilage para-septal sont variés. Chez le Microcèbe, quel que soit le plan de coupe, aucune liaison ne semble exister entre ces deux formations.

Christie Linde voit dans ces rapports trois cas possibles que nous résumons ci-dessous, en y classant le Microcèbe :

TABLEAU III

Constitution du cartilage palatin	Rapports des cartilages palatins	Cartilages en « faucille » = partie antérieure des paraseptaux	Espèces
Prolongement postérieur du cartilage de la papille impair	cartilages isolés	absents	*Lepus* *Macroscelides* *Tupaya*
Prolongement postérieur des branches externes des cartilages en faucille pairs	cartilages reliés aux cartilages en faucille	présents	*Sorex* *Centetes* *Crocidura* *Gymnura* *Miniopterus*
Prolongement postérieur des cartilages du canal naso-palatin pairs	cartilages isolés	présents	*Galago* *Cheirogalus* *Microcebus*

Interpréter la signification du cartilage palatin est actuellement impossible, il faudrait pour cela une étude embryologique chez de nombreux Mammifères. Pour Christie Linde la connection avec le cartilage en faucille serait une acquisition récente, les Lémuriens étant à ce propos plus primitifs que certains Insectivores ou Chiroptères. Mentionnons enfin l'hypothèse de cet auteur selon laquelle le cartilage pourrait servir chez les Prosimiens de plancher de la cavité nasale aux stades embryonnaires, complétant le palais secondaire non encore ossifié.

Source : MNHN, Paris

V. — CONSIDÉRATIONS FONCTIONNELLES

A partir des constatations morphologiques qui précèdent et à l'aide des notions actuellement acquises par les différents expérimentateurs, il nous reste à délimiter les problèmes posés par le fonctionnement de cet organe encore mal connu qu'est l'organe de Jacobson et que se résument par les trois questions :

— Quel est le trajet emprunté par le matériel odorant ou autre destiné à être analysé par l'organe ?

— De quelle façon ce matériel pénètre-t-il dans l'organe ?

— Peut-on esquisser un schéma fonctionnel ?

A) VOIES D'ALIMENTATION DE L'ORGANE DE JACOBSON

1° — COMPARAISON DES CONNECTIONS CHEZ CERTAINS MAMMIFÈRES

a) Voies de communications

Cette question est capitale également pour aborder le problème du rôle des formations voméro-nasales. L'organe de Jacobson est, nous l'avons vu, isolé dans le septum, il n'appartient pas plus à la sphère buccale qu'à la sphère nasale ; cependant, selon les espèces, il est en relation soit avec l'une, soit avec l'autre, soit avec les deux. Il s'ensuit que le type de substance qu'il aura à analyser dépend de ses connections :

Dans le cas d'une alimentation à partir du nez, il s'agit d'odeurs et l'organe de Jacobson peut être considéré comme un organe olfactif.

Dans le cas d'une alimentation à partir de la bouche il peut s'agir d'odeurs mais aussi d'autres substances chimiques et l'organe de Jacobson devient un organe tout à fait spécialisé.

L'étude comparée des communications voméro-nasales n'a cependant jamais été entreprise d'une façon systématique. Elle est rendue difficile par l'étroitesse du canal évacuateur, par le fait qu'à une papille incisive bien développée ne correspond pas forcément un canal naso-palatin fonctionnel (par exemple, chez les Primates supérieurs, chez certains Ongulés, cités par Kerkhoff 1924), enfin parce qu'il peut même exister un canal naso-palatin et un organe de Jacobson normaux, alors que le passage de l'un à l'autre est rendu impossible par l'oblitération du canal évacuateur de ce dernier, selon Frets 1912 ; ce serait le cas chez *Propithecus*, mais une étude plus approfondie s'impose.

Nous résumerons dans un tableau les renseignements que nous avons pu trouver sur ce sujet (Tableau IV).

Il résulte de cette confrontation, outre le fait qu'elle est trop fractionnaire pour autoriser une systématisation, qu'il existe des animaux relativement voisins dont les communications sont radicalement différentes ; par exemple, chez certains Ruminants l'organe n'a de relation qu'avec les fosses nasales, alors que chez d'autres, débouchant dans le bas du canal naso-palatin, il est en relation préférentielle avec la cavité bucale.

b) Fonctionnement des communications

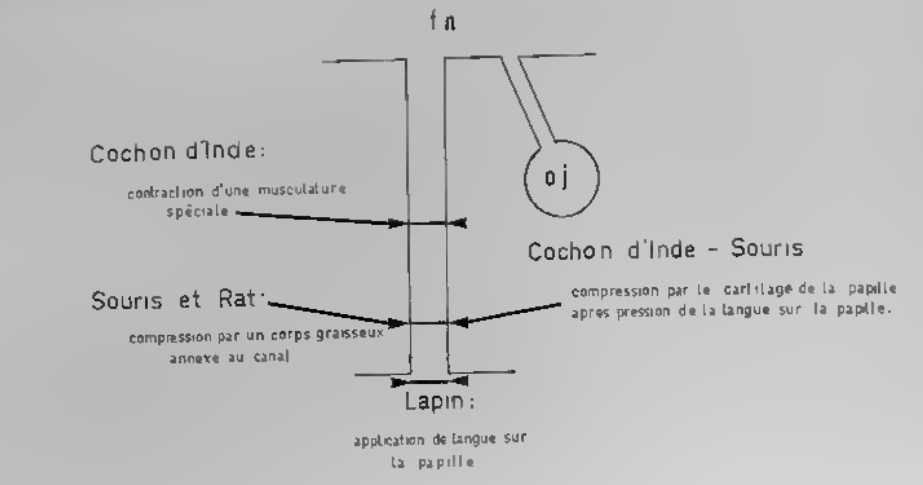
Le problème des relations de l'organe de Jacobson peut de surcroît ne pas être lié uniquement à ses voies de communications mais aussi à leur fonctionnement (Bromann 1920, Negus 1958, G. Mann 1961). Selon le niveau où débouche le canal évacuateur de l'organe et selon les modalités de la fermeture du canal naso-palatin, les formations voméro-nasales peuvent être isolées :

Source : MNHN, Paris

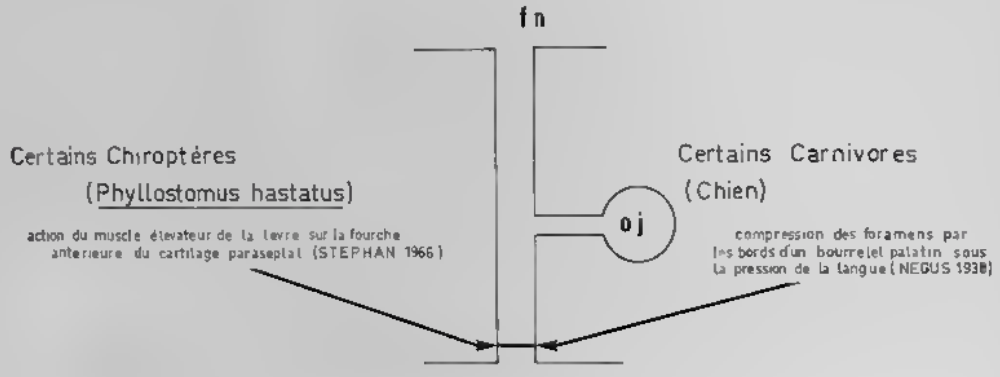
TABLEAU IV

Ouverture	Dans les fosses nasales		Dans le canal naso-palatin (c.n.p.)				Dans la bouche
Communications de l'organe de Jacobson	Directe avec les fosses nasales seulement (pas de c.n.p.)	Directe avec les fosses nasales ; Indirecte avec la cavité buccale par un canal naso-palatin séparé	Indirectes avec les fosses nasales seulement : canal naso-palatin oblitéré dans sa partie inférieure	Indirecte avec les fosses nasales et la cavité buccale. En fait, la communication fonctionnelle dépend de la hauteur de l'ouverture de l'organe dans le canal naso-palatin : Haute ≃ dans les fosses	Moyenne	Basse	Directe avec la cavité buccale seulement (pas de c.n.p.)
Animaux chez lesquels les communications ont été observées	Amphibiens diosmatiques	Xénarthres	Certains Cétacés	Certains Marsupiaux (*Trichosurus*)	Certains Marsupiaux (*Didelphis*)		
		Rongeurs (Cochon d'Inde, Souris, Rat)		Tubulidentés Edentés Pholidotes	Certains Chiroptères		
		Lagomorphes (Lapin)	Certains Périssodactyles (Cheval, Ane)	Certains Insectivores :	Certains Insectivores :	Certains Artiodactyles :	Serpents
			Certains Artiodactyles : Suiformes (Coehon) Tylopodes (Chameau) Ruminants (Girafe)	Macroscélidés Chrysochloridés Tenrécidés Soricicidés	Erinacéldés Talpidés	Ruminants (Mouton, Bœuf)	Lézards
				Certains Carnivores (*Mustela*)	La plupart des Carnivores (Chien, Chat)		
		Certains Primates supérieurs (Homme ?)	La plupart des Primates supérieurs aux Prosimiens	(Tupaye)	Certains Prosimiens (*Galago, Cheirogale, Microcèbe*)	Certains Prosimiens (*Lemur*)	
					Certains Cébidés (*Alouatta ?*)		

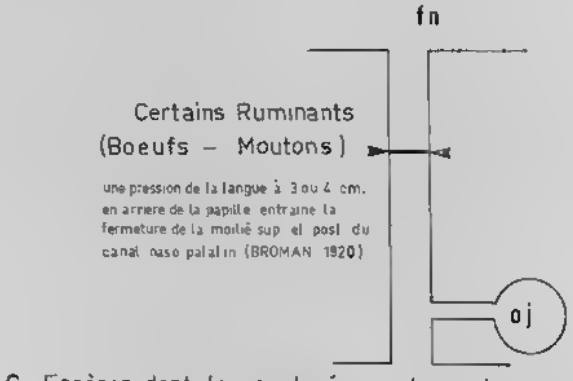
Source : MNHN, Paris



A.- Espèces à canal évacuateur indépendant. (BROMAN)



B.- Espéces à canal évacuateur s'ouvrant au milieu du canal naso-palatin.



C.-Espèces dont le canal évacuateur s'ouvre au bas du canal naso-palatin.

FIG. 33. — Différents mécanismes pouvant intervenir dans la fermeture des voies de communication. (fn : fosses nasales ; oj : organe de Jacobson).

Source : MNHN, Paris

— soit de la cavité buccale (certains Rongeurs, Lagomorphes, Chiroptères, Carnivores, Insectivores ?),

— soit de la cavité nasale (certains Ruminants).

Nous avons résumé de manière très schématique les quelques cas qui ont été étudiés jusqu'à présent en symbolisant d'un trait le niveau où peut se faire la fermeture (Fig. 33).

La langue, en particulier, joue un rôle important dans le fonctionnement du canal puisqu'elle peut toujours venir s'appliquer sur les foramens de la papille incisive pour isoler l'organe de la cavité buccale.

On doit donc admettre que l'organe de Jacobson peut être utilisé de manière différente, même chez des espèces voisines ; il est donc plausible qu'à cette spécialisation du fonctionnement corresponde une spécialisation de la fonction.

Les expériences de Broman (1920), Kerkhoff (1924), Negus (1958), bien que peu physiologiques (injection d'encre de chine soit dans les fosses nasales, soit dans la cavité buccale) nous éclairent cependant sur la perméabilité de ces communications. Broman, notamment, n'a jamais pu obtenir la diffusion d'encre de chine dans l'organe à partir de la bouche chez les Rongeurs, comme pouvait le laisser prévoir l'anatomie des communications. Par contre, chez des animaux dont le canal évacuateur donne dans le canal naso-palatin, l'injection de l'organe à partir des fosses nasales s'est révélée possible chez le Chien, mais impossible chez le Bœuf.

En définitive, en tenant compte à la fois des considérations morphologiques et des résultats expérimentaux, on peut dégager trois types « fonctionnels » de communication :

— Chez les Rongeurs, les Lagomorphes et les animaux dont le canal naso-palatin ne parvient pas jusqu'au palais, les afférences éventuelles ne peuvent venir que des fosses nasales.

— Chez certains Ruminants l'organe de Jacobson ne recevrait du matériel que de la cavité buccale.

— Chez de nombreux autres Mammifères (type Carnivore), l'alimentation serait possible aussi bien à partir des fosses nasales que de la cavité buccale.

2° — CAS DU MICROCÈBE

a) Voies de communications

Comme chez les autres Lémuriens étudiés (Galago, Cheirogale, Lémur) et selon le type carnivore, l'organe de Jacobson du Microcèbe communique par le canal naso-palatin à la fois avec les fosses nasales et la cavité buccale ; les afférences possibles sont par conséquent doubles. Les largeurs du canal évacuateur et de la fente naso-palatine étant du même ordre, on peut supposer que le matériel qui parvient à passer par l'un passera aussi par l'autre. Comme par ailleurs il a été prouvé chez des animaux dont les communications ont à la fois des rapports et des tailles semblables à celles du Microcèbe, que des liquides pouvaient aussi bien remonter (Negus 1958, chez le Rat) que descendre (Broman 1920, chez le Chien) le canal, on en déduit que théoriquement, peuvent se présenter à l'entrée du canal évacuateur des liquides (et de l'air *a fortiori*) provenant soit des fosses nasales (mucus), soit de la cavité buccale (endogène, salive, par exemple ; ou exogène, n'importe quelle substance susceptible de pénétrer par les foramens incisifs).

b) Fonctionnement

Posons clairement que seules des vérifications expérimentales permettront de savoir exactement comment se fait l'alimentation de l'organe de Jacobson ; néanmoins voyons si les résultats acquis n'orientent pas vers une solution de préférence à une autre.

Nous avons constaté, en effet, qu'anatomiquement, l'entrée de substances dans l'organe à partir des fosses nasales semblait moins logique (trajet contourné, étroitesse du fond de l'entonnoir du plancher nasal) qu'à partir de la cavité buccale (les deux provenances supposées sont comparées sur les schémas de la Fig. 34).

Source : MNHN, Paris

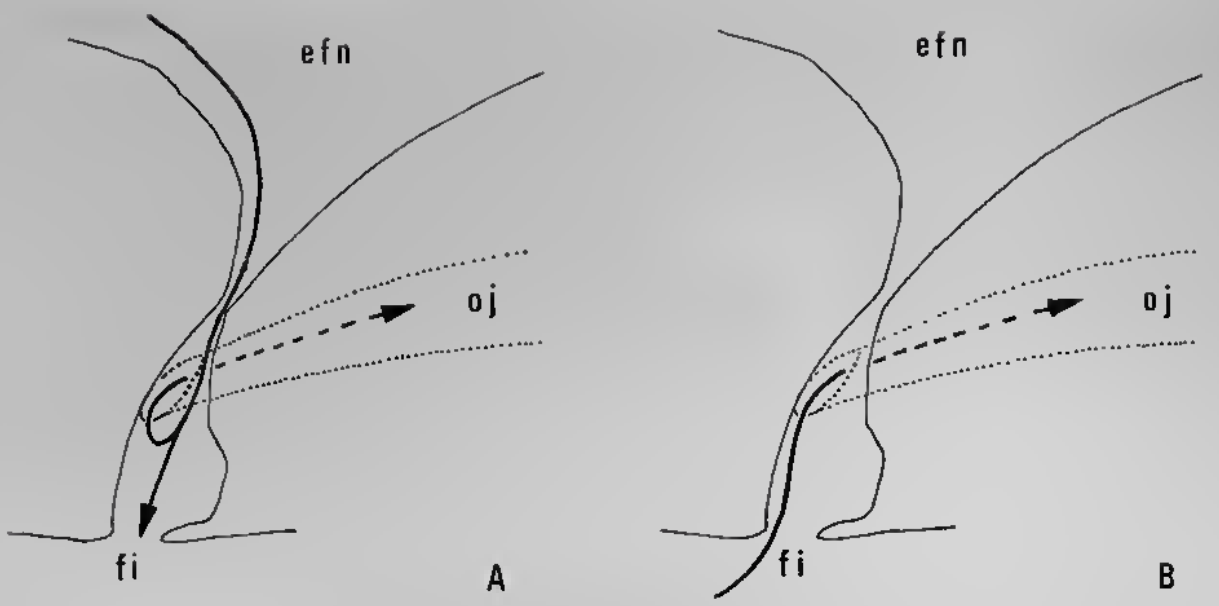


FIG. 34. — A : Complexité du trajet empruntant l'entonnoir du plancher des fosses nasales (efn), pour approvisionner l'organe de Jacobson (oj). L'étude des coupes sériées montre que les substances odorantes dissoutes dans le mucus nasal auraient à descendre dans la fente naso-palatine, puis à la remonter afin d'atteindre ensuite la portion large du canal évacuateur pour pénétrer dans l'organe.

B : A partir du foramen incisif (fi) au contraire, les substances à analyser sont au contact de l'extrémité antérieure immédiatement accessible du canal évacuateur.

D'autre part, le revêtement malpighien prolongé jusqu'au niveau de l'organe (mais pas plus haut), tout le système de gouttières menant du champ nasal glabre aux deux foramens de la papille à travers le diastème des deux premières incisives, le récessus du début du canal naso-palatin, pourraient faire supposer que des liquides n'auraient aucune difficulté à être draînés, conduits et accumulés à l'entrée du canal.

Tout ce que l'on peut conclure, c'est que la morphologie des connections de l'organe de Jacobson, chez notre animal, semble faire la part belle à une fonction d'analyse liquidienne à partir de la cavité buccale, voire même de substances draînées de l'extérieur vers la papille incisive.

Chez le Microcèbe, du fait que le système voméro-nasal est protégé en entier par une armature cartilagineuse, les communications paraissent devoir rester constamment ouvertes. Une fermeture éventuelle pourrait n'avoir lieu qu'en deux points :

— d'une part au niveau des foramens incisifs où, sans qu'il existe à proprement parler de bourrelet saillant comme chez le Chien (NEGUS 1954), la pression de la langue sur cette région du palais peut, grâce aux fibres élastiques signalées entre les deux communications, appliquer les lèvres internes de la papille sur la paroi externe du canal naso-palatin et obturer ainsi ce dernier dans sa portion horizontale (Fig. 35) ;

— d'autre part, au niveau de l'embouchure du canal évacuateur par vaso-dilatation du tissu érectile englobant l'extrémité antérieure de l'organe (Fig. 3).

B) FONCTIONNEMENT PÉRIODIQUE DE L'ORGANE DE JACOBSON

Il est relativement plus facile de résoudre ce second problème que le premier, d'abord parce que la structure de l'organe appelle une explication unique, ensuite parce que les résultats expérimentaux acquis sur des animaux présentant une structure semblable paraissent tous confirmer cette solution.

Source : MNHN, Paris

1° — LE SYSTÈME DE POMPAGE

Nous avons observé plus avant l'étroite relation entre l'armature cartilagineuse et le système veineux érectile de l'organe. En effet, que ce soit dans les deux tiers antérieurs où deux veines diamétralement opposées (Fig. 9) s'appuient sur les branches du cartilage paraseptal, que ce soit en arrière où il existe une seule veine supéro-externe (Fig. 8, B et 8, C), mais où, en face, l'épithélium est plaqué directement sur l'armature cartilagineuse ou osseuse, le système veineux permet, selon son état de dilatation, une déformation très efficace de la lumière de l'organe puisque dans les deux cas topographiques les pressions agissent synergiquement (Fig. 36).

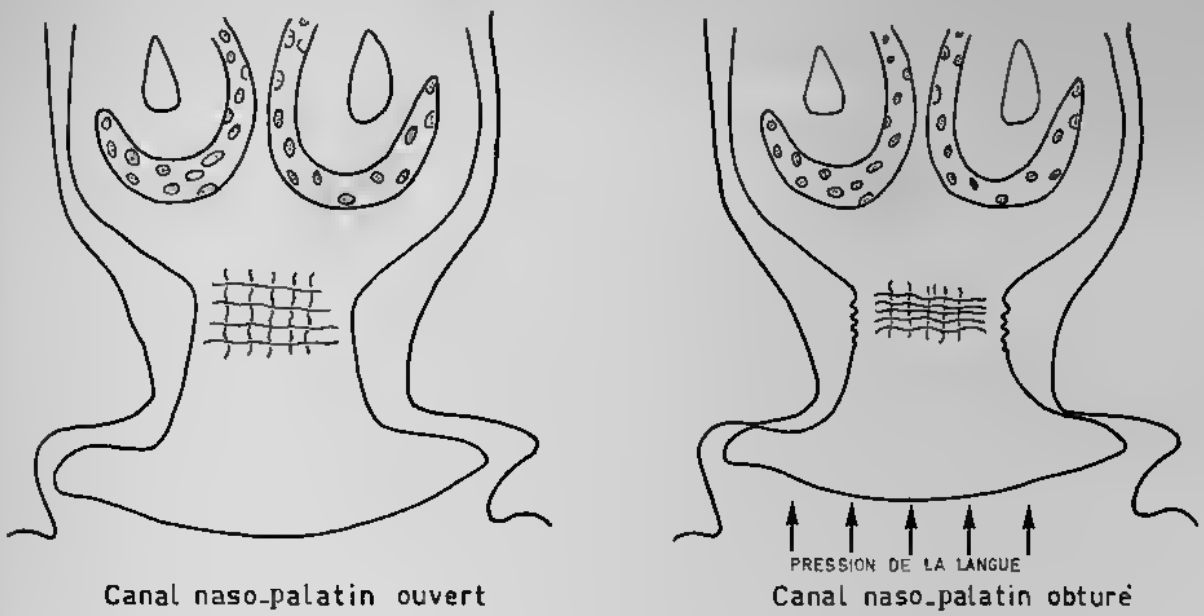


FIG. 35. — Les fentes naso-palatines peuvent être coupées de la cavité buccale par l'application de la langue sur la papille incisive.
Ce mécanisme est facilité, au moins dans la portion postérieure des foramens, par l'existence du bourrelet et des fibres élastiques situés entre les deux communications.

Cette vaso-dilatation est facilitée par la stase qui doit se produire dès que le sang afflue dans l'organe, puisqu'à son niveau le vaisseau principal possède une lumière nettement plus large qu'en arrière dans la cloison postérieure. La structure caverneuse de ce système vasculaire destine, mais limite en même temps, l'organe de Jacobson au fonctionnement alternatif de tout tissu érectile.

Une vaso-constriction entraîne une augmentation du diamètre de l'organe, celui-ci étant fermé à son extrémité postérieure, il s'ensuit une action de pompage à l'extrémité opposée ; c'est exactement ce qui se passe lorsqu'on relâche la pression exercée sur le capuchon en caoutchouc d'un compte-gouttes. A l'inverse une vaso-dilatation vide directement le tube de son contenu. La vaso-dilatation aurait ainsi deux rôles : non seulement permettre le renouvellement du matériel à analyser, mais le vider de son surplus de mucus. En effet, l'épithélium cilié permet l'étalement du film muqueux produit par les glandes mais non pas une chasse efficace et périodique ; de plus le premier millimètre de l'organe ainsi que ses voies d'évacuation, revêtues d'épithélium non cilié, ne présente pas le courant muqueux continu que crée l'épithélium vibratile.

2° — PREUVES EXPÉRIMENTALES DU FONCTIONNEMENT ALTERNATIF

Ce système alternatif d'expulsion et de pompage dépendant de la vascularisation semble être solidement établi depuis les expériences de HAMLIN (1929). Cet auteur a montré qu'une

Source : MNHN, Paris

injection d'adrénaline dans la circulation générale entraînait une évacuation du contenu de l'organe par élévation de la pression sanguine suivie d'une réaspiration du matériel, dès la disparition de l'effet de la drogue. NEGUS (1954) cite une expérience au cours de laquelle SEYMOUR (1953) a comparé l'effet de l'adrénaline et de l'histamine sur la vascularisation voméro-nasale et qui tend à montrer que la vaso-dilatation locale joue un rôle plus efficace dans le mécanisme évacuateur que l'élévation de la tension artérielle.

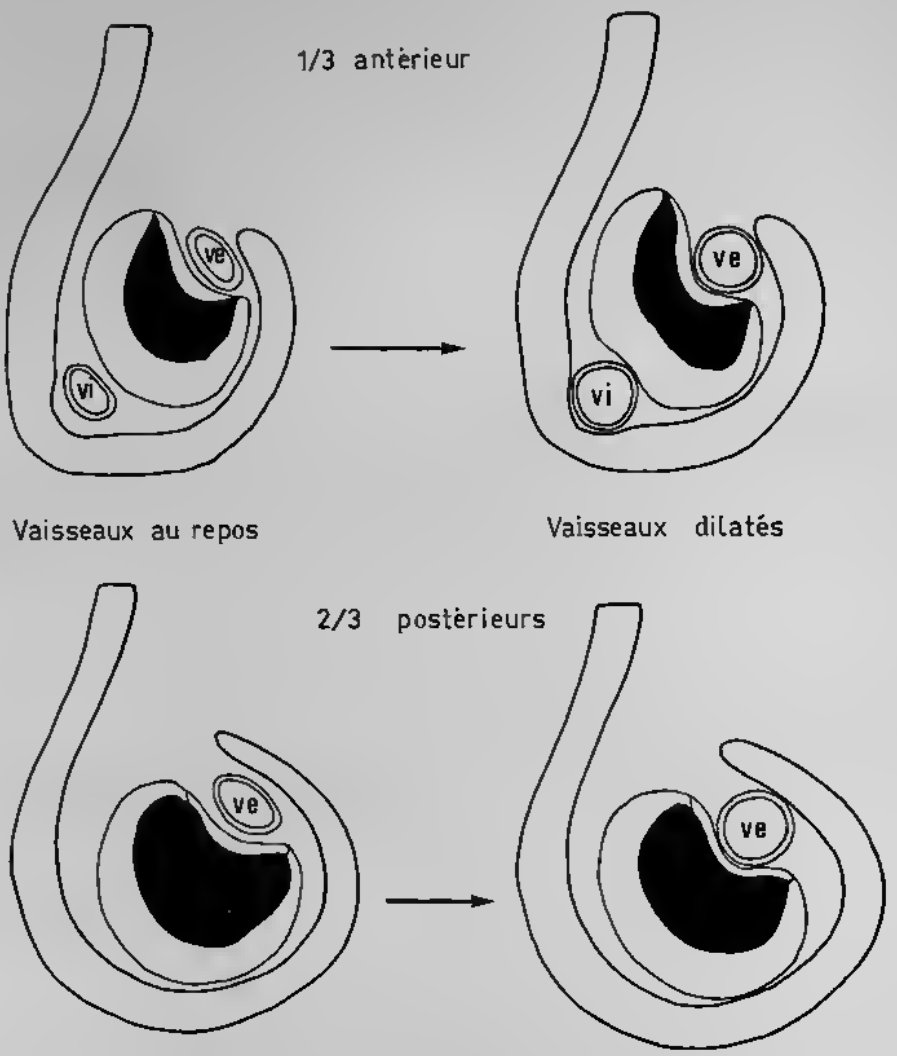


FIG. 36. — L'expulsion du contenu de l'organe serait provoquée par la vaso-dilatation secondaire à la mise en jeu du système parasympathique (d'origine terminale ou sphéno-palatine).
L'aspiration de matériel nouveau peut être expliquée soit par une vaso-construction active orthosympathique, soit plus vraisemblablement par l'interruption de l'effet parasympathique rendant aux fibres musculaires lisses de la paroi veineuse le tonus orthosympathique constant d'un état de repos.
ve : veine supéro-externe ; vi : veine inféro-interne.

C) HYPOTHÈSE DE FONCTIONNEMENT

Les substances à analyser, quelles qu'elles soient, pénètreraient périodiquement dans l'organe, pour se dissoudre dans la couche de mucus et entrer finalement en contact avec les récepteurs.

La majorité des auteurs s'accordent pour conclure que l'organe de Jacobson ne peut fonctionner rapidement. Cette opinion se fonde non pas tant sur l'étroitesse des communications que

Source : MNHN, Paris

sur les conditions même du fonctionnement alternatif (délai nécessaire au doublet : expulsion — pompage) et sur des expériences neurophysiologiques qui conduisirent Adrian (1954) à penser que les molécules ne peuvent atteindre les récepteurs que par diffusion lente. Dans ces conditions, il est logique d'introduire dans notre hypothèse la notion d'un choix dans les prélèvements ; on imagine mal, en effet, l'organe fonctionner au hasard (de la respiration, par exemple), saturer son épithélium avec des substances qui, en bloquant les récepteurs pour un temps relativement long, risqueraient de faire passer l'animal à côté du matériel vraiment important pour lui. Autrement dit, la façon même dont le complexe voméro-nasal fonctionne impose à l'esprit qu'il le fasse sur commande, c'est-à-dire qu'une analyse préalable détermine ou non si le système doit être mis en branle. Bien qu'on ne puisse exclure la participation d'aucun stimulus sensoriel, il est vraisemblable que cette information initiale puisse être olfactive. Celle-ci, offrant l'avantage de s'exercer à la fois rapidement et à distance, donnerait à l'organe le délai nécessaire à sa réceptivité (expulsion du matériel ancien, nouveau mucus), en ferait, en somme, un organe adapté.

Dans cette éventualité, le schéma hypothétique du mécanisme physiologique serait donc le suivant :

Stimulus → analyse olfactive → intégration centrale → mise en condition végétative de l'organe → analyse voméro-nasale → intégration centrale.

1° — DÉCLENCHEMENT

Le message olfactif intégré et analysé dans les centres rhinencéphaliques déclencherait s'il y a lieu la phase de mise en condition végétative de l'aire réceptrice voméro-nasale. Grâce aux nombreuses connections que le rhinencéphale entretient avec le système nerveux autonome, soit directement (faisceau basal d'Edinger, etc.), soit indirectement après relais dans les corps mamillaires (faisceau de Gudden, responsable des réflexes olfactifs sexuels) la stimulation des centres végétatifs aurait pour conséquence : d'une part, une dilatation suivie d'une constriction du système vasculaire érectile, c'est-à-dire l'évacuation du contenu de l'organe suivie d'un pompage de matériel neuf, d'autre part, une stimulation glandulaire, c'est-à-dire le renouvellement du mucus à la surface de l'épithilium.

Il est difficile de savoir sans expérimentation (dégénérescences) si les voies de commandes de ces effets végétatifs empruntent le nerf terminal (Pearson 1940, Larsell 1950), le nerf sphéno-palatin (Schéma de Slome 1952, cité par Negus 1958) ou les deux.

En admettant cette dernière possibilité les messages auraient pour origine (Fig. 37) :

a) Les centres végétatifs diencéphaliques de la région supra-optique de l'hypothalamus (aire antérieure parasympathico-mimétique de Hess), connectés de multiples façons au rhinencéphale (notamment par le faisceau olfactif basal d'Edinger dont les effecteurs seraient les fibres motrices du nerf terminal.

b) Un centre végétatif protubérentiel para-sympathico-mimétique, le noyau lacrymo-muco-nasal, relié indirectement au rhinencéphale par le faisceau de Gudden et dont les fibres effectrices feraient relais dans le ganglion sphéno-palatin.

c) Le centre végétatif médullaire orthosympathique cranio-facial, avec les mêmes connections par la réticulée descendante, un protoneurone au ganglion cervical supérieur, un deutoneurone, ne relayant pas le ganglion sphéno-palatin.

2° — MISE EN CONDITION VÉGÉTATIVE DE L'ORGANE DE JACOBSON

Nous avons précédemment décrit le trajet des nerfs supposés aboutir aux glandes et aux vaisseaux du chorion. Les fibres centripètes de l'arc réflexe végétatif enverraient aux centres des informations sur l'état de tension des vaisseaux ainsi que sur l'état de la sécrétion de façon à permettre :

a) le passage de la phase d'évacuation à la phase de pompage (passage d'une vaso-dilatation à une vaso-constriction ou du moins à un état de tonus normal des fibres musculaires lisses des vaisseaux) ;

Source : MNHN, Paris

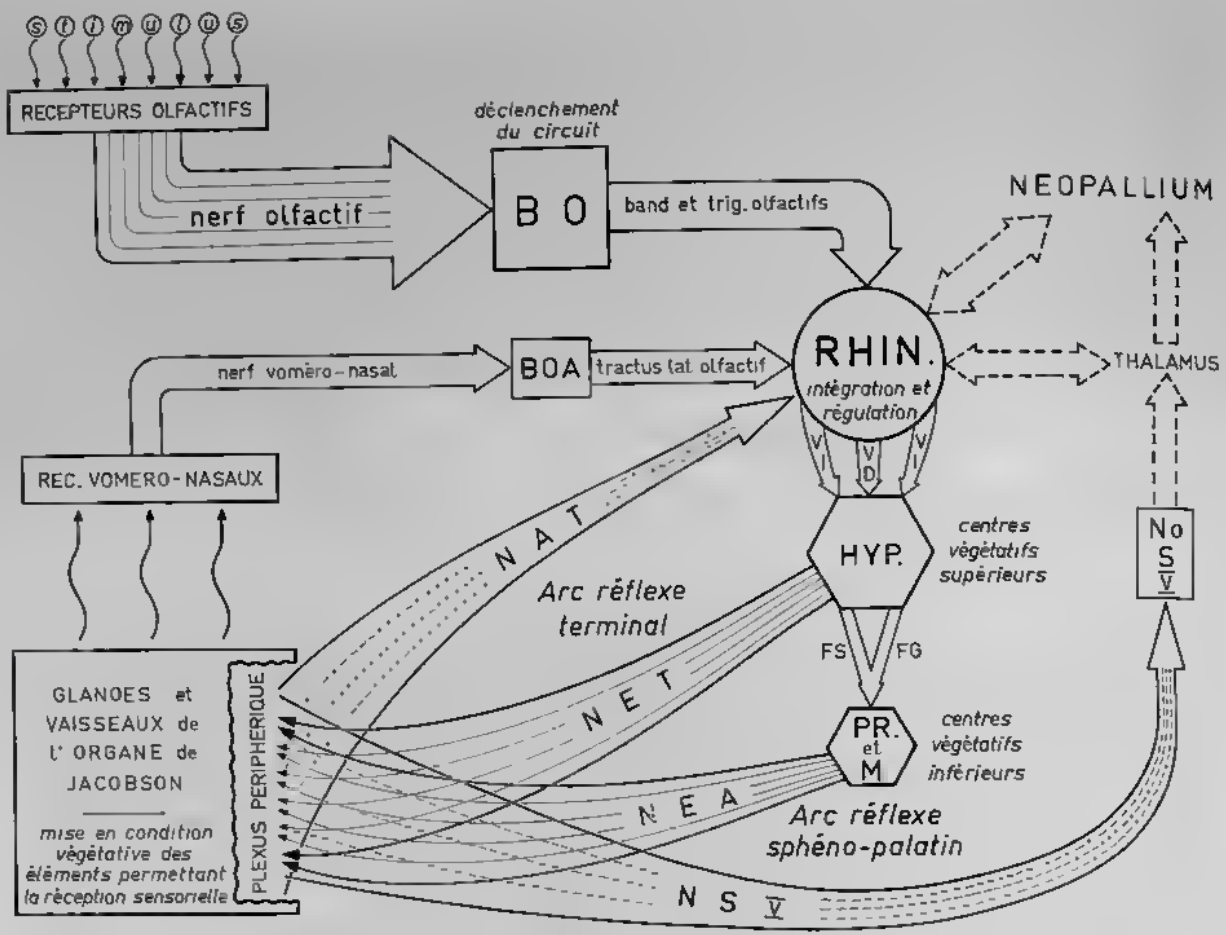


FIG. 37. — Schéma hypothétique du fonctionnement nerveux de l'organe de Jacobson.
BO : Bulbe olfactif. BOA : Bulbe olfactif accessoire. RHIN : Rhinencéphale. VD : Voie d'association directe avec l'hypothalamus. VI : Voies indirectes d'association. HYP : Hypothalamus. FS : Faisceau de Schutz. FG : Faisceau de Gudden. PR : Protubérance (noyau lacrymo-muco-nasal parasympathique). M : Moelle (centre médullaire supérieur orthosympathique). NOS V : noyau sensitif du trijumeau. NAT : neurones afférents du nerf terminal. NET : neurones efférents du nerf terminal. NEA : neurones effecteurs du système végétatif autonome empruntant le nerf sphéno-palatin. NS V : neurones sensitifs trigéminaux du nerf sphéno-palatin.

b) arrêt de la secrétion glandulaire.

Le tonus sympathique étant permanent sur la musculature vasculaire on peut supposer que la synergie du système nerveux autonome donne au tissu érectile un état de repos, non turgescent et que par conséquent l'état normal de l'organe serait la rétention du matériel qui y a été aspiré.

Par contre les centres parasympathico-mimétiques, qu'ils soient hypothalamiques ou protubérentiels, auraient un effet à court terme : chasse du matériel analysé par vasodilatation, renouvellement du film muqueux par activation glandulaire.

3° — L'ANALYSE SENSORIELLE

Il n'est naturellement pas en notre pouvoir de percer le fonctionnement du récepteur lui-même. Le seul fait acquis est que l'analyse se fait en phase liquidienne. Il est vraisemblable que la compréhension du mécanisme de la sensation olfactive éclairera du même coup celui de l'organe de Jacobson, étant donné la similitude morphologique des deux formations : même couche filtrante et dissolvante de mucus, même feutrage sous-jacent composé par le réseau intriqué des cils et des cellules de soutien.

Source : MNHN, Paris

ADRIAN (1954), en cherchant à obtenir des potentiels évoqués dans le bulbe olfactif accessoire d'un Lapin, a observé deux faits intéressants, d'une part, que l'activité électrique ne s'obtenait pas avec des stimuli olfactifs, mais par pression sur le cartilage paraseptal ; de l'autre, que les décharges étaient synchronisées avant le bulbe olfactif accessoire (le tracé obtenu dans le bulbe olfactif accessoire peut l'être aussi à l'extrémité proximale du nerf voméro-nasal sectionné au niveau de la lame criblée), ce qui lui permet de faire la supposition que des axones ou des dendrites amyéliniques peuvent réagir les uns sur les autres à l'intérieur du système nerveux central. Nous ne pouvons pas ne pas rapprocher ce résultat du fait que les cils observés à la surface de notre épithélium sensoriel semblent être assez longs pour se toucher, sinon se recouvrir les uns les autres (Fig. 16).

La similitude entre systèmes voméro-nasal et olfactif concerne aussi l'étape de réception. Bien qu'anatomiquement bien distincts, leurs architectonies sont remarquablement peu différentes (STEPHAN 1965), ce qui est un point capital. Enfin, comme une partie des efférences du bulbe olfactif, le bulbe olfactif accessoire se projette dans le complexe amygdalien (G. MANN 1961, STEPHAN 1965), dont on connaît le rôle dans le circuit de l'agressivité et dont GASTAUT (1952) a montré l'importance pour le comportement sexuel des Mammifères. Il est évident, dans ces conditions, que le système voméro-nasal (comme du reste le nerf terminal) ne peut s'expliquer en dehors du complexe olfactif surtout dans son adaptation à la vie végétative réflexe (richesse des relations avec l'hypothalamus, etc.). Le nerf olfactif et le nerf voméro-nasal représentant les deux voies majeures des afférences sensorielles parvenant au rhinencéphale. Mais s'il y a un développement proportionnel du bulbe olfactif accessoire et de l'organe de Jacobson, il n'y a pas de relation entre celui du bulbe olfactif accessoire et du bulbe olfactif (MOULTON et BEIDLER, 1967), parfois même chez des espèces de la même famille (G. MANN 1961) et si d'autre part, il y a similitude morphologique des appareils récepteurs (bien que nous ayons signalé quelques différences notamment entre les deux types de cellules neuro-sensorielles), il y a dissemblance dans leur fonctionnement ; c'est pourquoi il est possible d'avancer que le système voméro-nasal a probablement une signification biologique originale, une fonction spécifique.

Il nous faut mentionner maintenant les problèmes posés par l'innervation trigéminale de l'organe de Jacobson. Nous savons que les fibres du trijumeau qui se rendent aux ganglions sphéno-palatins, par le nerf maxillaire supérieur et le nerf ptérygo-palatin, sont de nature sensitive, mais que d'autre part, selon DELMAS 1958, la cinquième paire ne posséderait pas de fibres intéroceptives, on ne peut donc donner aux fibres trigéminales un rôle dans l'arc réflexe végétatif de la vascularisation et de la sécrétion des glandes du chorion.

Par conséquent, dans la mesure où, parmi les fibres du nerf sphéno-palatin que nous avons mises en évidence, il existerait un certain contingent de fibres trigéminales, ces dernières pourraient correspondre aux terminaisons « libres » décrites par KOLMER (1926) et d'autres.

Les terminaisons trigéminales de l'organe de Jacobson semblent, comme celles des fosses nasales, se distribuer aussi bien à l'épithélium sensoriel qu'à celui qui ne l'est pas (Fig. 26, C). Nous avons même pu constater que dans notre matériel ces fibres sembleraient bien plus abondantes dans la portion non sensorielle de l'organe.

Les physiologistes n'ont pas encore donné de réponse au rôle que pourrait jouer le trijumeau dans la sphère olfactive. L'éclectisme de la distribution périphérique de ce nerf, la simplicité de ses terminaisons (un bouton terminal d'après KOLMER 1926) donne le champ libre à n'importe quelle explication.

L'opinion classique fait de ces ramifications des voies nociceptives mais plusieurs auteurs leur attribuent une certaine participation dans la réception olfactive. Ainsi TUCKER aurait (selon MOULTON et BEIDLER 1967) obtenu chez la Tortue et pour des composés considérés comme de purs stimuli olfactifs (comme le Phényl-éthyl-alcool), des potentiels évoqués à des concentrations inférieures à celles que requiert la transmission par le nerf olfactif lui-même.

Toutefois TUCKER concluait qu'à la concentration adéquate n'importe quelle odeur pouvait stimuler le trijumeau, même en dehors des structures olfactives (les terminaisons du nerf ciliaire de la cornée, par exemple) et qu'en définitive aucun des trois systèmes : olfactif, terminal et trigéminal, n'était plus sensible que les autres à toutes les odeurs testées !

Source : MNHN, Paris

VI. - ROLES POSSIBLES DE L'ORGANE DE JACOBSON

A) ORGANE DE JACOBSON ET PHYSIOLOGIE DES COMMUNICATIONS

Il est évident que la fonction de l'organe est liée à son fonctionnement et en premier lieu aux voies d'alimentation possibles. Chez certains animaux l'explication est relativement simple parce que le sens des communications voméro-nasales est univoque. Ainsi, pour les espèces dont le canal naso-palatin est obturé, le cheval par exemple, la seule voie étant nasale, on est enclin à donner à l'organe de Jacobson un rôle olfactif d'analyse des molécules odorantes dissoutes secondairement dans les sécrétions qui remplissent le système (KERKHOFF 1924). Chez certains Lézards et Serpents, au contraire, l'organe ne communique qu'avec la bouche et s'est spécialisé dans l'analyse de substances chimiques spécifiques de leurs proies ; cette spécialisation a permis de montrer le rôle capital que joue l'organe de Jacobson par l'intermédiaire de la langue, dans le comportement de poursuite des Vipères, par exemple (G. NAULLEAU 1966).

Cependant, la majorité des animaux possédant des formations voméro-nasales, possèdent également la double communication de celles-ci, ce qui conduit à une double possibilité d'utilisation de l'organe qui pourrait analyser des substances provenant aussi bien des fosses nasales que de la cavité buccale (BROMAN 1920).

En fait, sur ce schéma théorique, se greffent les variations spécifiques jouant sur le fonctionnement des communications :

— Variations anatomiques du mode d'ouverture du canal évacuateur (séparation éventuelle d'avec le canal naso-palatin, hauteur du débouché dans ce dernier quand les deux voies communiquent l'une avec l'autre).

— Variations physiologiques des différents mécanismes d'obturation du canal naso-palatin (musculatures particulières, action de la langue, etc.) si bien qu'il est en général donné (malheureusement sans en établir la preuve) un sens préférentiel dans l'utilisation de ces voies de communication, ce qui revient à faire un choix parmi les fonctions possibles de l'organe.

Ainsi les auteurs attribuent deux rôles possibles aux formations voméro-nasales :

1° — ANALYSE DE SUBSTANCES PROVENANT DES FOSSES NASALES

Il s'agit évidemment toujours d'une stimulation olfactive, le contact avec les récepteurs aurait lieu en phase aqueuse, c'est-à-dire après dissolution des molécules odorantes soit dans le mucus nasal, soit dans le mucus de l'organe lui-même. Ce serait le cas au moins pour les Rongeurs et les Lagomorphes (BROMAN 1920, NEGUS 1958). Deux types de solution ont été avancés pour expliquer l'intérêt que pouvait représenter l'organe de Jacobson pris comme analyseur olfactif secondaire, en déviation sur la voie principale de l'olfaction.

Le premier est d'ordre qualitatif : l'organe serait le récepteur de sensations olfactives spéciales. BROMAN (1920) et KERKHOFF (1924) ne se prononcent pas sur leur nature, mais NEGUS (1958) pense que ces sensations seraient liées à la nutrition.

La seconde conception est d'ordre quantitatif : selon PEARLMAN (1934), PLANEL (1953) et NEGUS encore, la structure et le fonctionnement voméro-nasal permettraient d'augmenter la concentration des molécules odorantes ; cette théorie rejoint indirectement l'idée de CAJAL (1904) qui faisait de l'organe de Jacobson une sorte de fovéa des structures olfactives.

2° — ANALYSE DE SUBSTANCES PROVENANT DE LA CAVITÉ BUCCALE

Les considérations anatomiques et fonctionnelles abordées plus haut ont incliné de nombreux auteurs à considérer l'organe voméro-nasal comme une structure liée essentiellement à la cavité buccale chez la majorité des animaux dont le canal évacuateur débouche dans la

Source : MNHN, Paris

communication naso-palatine. Comme la voie nasale, la voie buccale pourrait véhiculer des molécules odorantes diluées soit dans la salive, soit dans le mucus de l'organe. Ainsi NEGUS (1958) a imaginé que l'organe servirait aux Carnivores à reconnaître l'odeur de la chair de leurs proies, tandis que pour certains Chiroptères G. MANN (1967) lui fait jouer un rôle prépondérant dans la reconnaissance d'odeurs sexuelles.

Cependant la communication avec la bouche permet aussi l'hypothèse d'une fonction originale d'analyse de substances chimiques particulières. C'est la solution que laissent supposer les conclusions expérimentales de BROMAN (1920) chez certains Ruminants. Récemment PODUSCHKA et FIRBAS (1968) ont observé le comportement salivaire du Hérisson et ont acquis la conviction que cet animal se servait de son organe non seulement pour flairer certaines substances (les odeurs pouvant parvenir au tube épithélial par la voie nasale, mais aussi par la voie buccale), mais également pour analyser la nature de ces substances une fois qu'il les a mordues. Il est donc plausible que pour certains animaux, la fonction voméro-nasale ne se résume pas à une spécialisation olfactive.

Ce pourrait être le cas du Microcèbe chez qui les communications nous ont paru plus accessibles par voie buccale, la voie buccale adaptée à l'aspiration d'un liquide, et ce liquide avoir la possibilité de provenir de l'extérieur grâce à un système de gouttières auquel s'ajouterait l'action éventuelle de la langue.

Néanmoins, attribuer à l'organe de Jacobson une fonction d'analyse liquidienne plutôt qu'olfactive, alors que les deux sont possibles, serait préjuger d'un rôle que seule l'expérimentation permettra de déterminer.

B) ORGANE DE JACOBSON ET COMPORTEMENT

L'expérimentation qui permettrait de comprendre la fonction est celle qui ferait la preuve que les structures sont reliées à un comportement précis ; or, cette expérimentation, dans les trop rares cas où elle a été entreprise (destruction ou section du nerf voméro-nasal par PLANEL en 1931 et 1933) n'a pas donné de résultats bien probants. Les difficultés peuvent d'ailleurs s'expliquer :

— L'organe de Jacobson a perdu au cours de l'évolution l'importance qu'il pouvait avoir chez les Vertébrés inférieurs. Selon NEGUS (1958) la surface transversale de l'organe rapportée à celle des fosses nasales dans leur portion sensorielle, passe en effet de $\frac{1}{6}$ chez le Crapaud à moins de $\frac{1}{175}$ chez les Mammifères qu'il a étudiés. De la même manière le nerf voméro-nasal est, chez les Reptiles, plus développé que le nerf olfactif lui-même. Il n'est donc pas étonnant que chez les Mammifères l'organe ne puisse être responsable d'un comportement aussi caractérisé qu'il l'est chez les Serpents par exemple (G. NAULLEAU 1966).

Si même on admet avec NEGUS (1958) qu'il n'y a pas de régression phylogénique des formations voméro-nasales, mais un plus grand développement des structures olfactives, on doit vraisemblablement envisager, pour les Vertébrés supérieurs, l'intrication, voire la synergie de leur fonctionnement avec la conséquence d'un partage difficile entre leurs rôles respectifs.

C'est pourquoi de nombreux auteurs ont été amenés à conclure que l'organe n'est plus chez les Mammifères qu'un diverticule olfactif accessoire complémentaire du neuroépithélium sensoriel des fosses nasales, spécialisé dans l'analyse fine des substances odorantes (BROMAN 1920, KERKHOFF 1924, PLANEL 1953 ne précisent pas lesquelles) nécessitant un contact prolongé avec les récepteurs. Il reste néanmoins certains comportements où l'on a pensé faire intervenir l'organe de Jacobson.

1° — NUTRITION

NEGUS (1958) a essayé de relier la structure au régime alimentaire des Mammifères. L'hypothèse de cet auteur repose sur le fait que les substances animales, contrairement aux végétales, n'ont pas la même odeur avant et après leur écrasement à l'état de bol alimentaire dans la

Source : MNHN, Paris

bouche. Les herbivores auraient un organe morphologiquement ou fonctionnellement axé sur les fosses nasales, utilisé comme analyseur à distance des plantes sur le point d'être ingérées. Chez les carnivores au contraire, l'organe est en relation préférentielle avec la cavité buccale, pour une action beaucoup moins médiate au cours de laquelle il pourrait y avoir une analyse directe des substances chimiques spécifiques de la proie. En somme Negus oppose l'organe « herbivore » servant à déterminer le choix des substances nutritives, au type « carnivore » qui aurait, lui, une fonction de contrôle grâce à ce qu'il appelle un « after smell ».

Toute séduisante qu'elle soit, cette conception, non seulement ne repose sur aucune preuve, mais semble se contredire dans ses fondements mêmes. En effet, il existe des animaux et même des animaux voisins chez lesquels les relations de l'organe sont absolument différentes malgré un régime qui paraît très semblable. Ainsi, certains Ruminants (Girafe), possèdant un organe de Jacobson coupé de la cavité buccale alors que chez d'autres (Bœuf, par exemple, selon Broman), la communication fonctionnelle ne se ferait qu'avec la bouche. On comprend mal, d'autre part, pourquoi chez des animaux voisins ayant un mode d'alimentation très semblable (par exemple différentes sortes de Chiroptères insectivores, ou des Lémuriens frugivores ou folivores) l'organe serait fonctionnel chez certains (*Lemur*) et pas chez d'autres (*Propithecus*), pourquoi il existerait chez certains Chiroptères insectivores (*Phyllostomatoidea*) et pas chez d'autres (autres Chiroptères insectivores). Inversement on peut trouver dans la famille des Lémuridés, dont fait partie notre animal et dans laquelle l'organe semble subir peu de variations quant à ses connections, des différences radicales dans le régime ; les Microcèbes sont surtout insectivores, les Lémurs frugivores.

2° — SEXUALITÉ

C'est Gratiolet (1845) qui a émis le premier l'hypothèse, reprise depuis par plusieurs auteurs (Mihalkovics 1899, Planel 1951, G. Mann 1961), du rôle de l'organe voméro-nasal dans la perception des odeurs sexuelles. Cette direction de recherche paraît plus fondée que la précédente quand on tient compte de l'importance que les neurologistes accordent aux noyaux amygdaliens, lieu de la projection du bulbe olfactif accessoire, dans le comportement sexuel. Chez certains Chiroptères, G. Mann (1961) a noté, d'une part, que l'ouverture du canal naso-palatin se faisait par contraction du muscle élévateur des lèvres, manifesté par une rétraction de la lèvre supérieure, d'autre part, que ce comportement caractéristique avait lieu lorsque les individus (leur sexe n'est pas précisé) étaient sexuellement excités. L'auteur ajoute que la contraction du tissu érectile entourant l'organe (et aboutissant à l'aspiration des substances à l'intérieur du tube épithélial) s'intégrerait dans la vaso-constriction générale de la muqueuse nasale qu'on peut observer chez de nombreux Mammifères en état d'excitation sexuelle, donnant une explication originale et convaincante au déclenchement du mécanisme voméro-nasal.

Nous devons à Planel (1951 et 1953) les seules recherches visant à définir expérimentalement le rôle de l'organe de Jacobson dans le comportement sexuel.

Planel a étudié la réaction d'approche de Cobayes femelles par des mâles avant et après section du nerf voméro-nasal, et aboutit à la conclusion que l'organe joue un rôle important, mais non indispensable pour la perception des odeurs sexuelles. Rôle non exclusif parce que la muqueuse olfactive parvient à pallier la mise entre parenthèses du système voméro-nasal, rôle certain cependant puisque des négativations de la réaction d'approche ont été obtenues. Deux faits prouvent d'ailleurs l'étroite relation des formations jacobsonniennes et de la physiologie sexuelle du Cobaye : chez le mâle la destruction de l'organe empêche la descente testiculaire (Planel 1951), chez la femelle la destruction provoque un allongement du cycle oestrien (Schelexwych & Rosen 1938, cités par Planel 1951).

Pour Planel, le rôle de l'organe de Jacobson dans la sexualité ne peut être isolé de celui que joue concurremment toute la sphère nasale aussi bien respiratoire qu'olfactive.

Nous ne pouvons évidemment généraliser à d'autres Mammifères des résultats acquis chez des animaux dont les communications sont aussi particulières que les Rongeurs, mais les expériences établissent que le rôle de l'organe de Jacobson ne s'explique vraisemblablement pas sans tenir compte de la physiologie et du comportement sexuels de l'animal considéré.

Source : MNHN, Paris

3° — AUTRES HYPOTHÈSES

Mentionnons la théorie de Köllicker (1877) selon laquelle l'animal prend, grâce à son organe, connaissance de ses propres odeurs.

Knappe (1961) prétend qu'il y a un rapport direct entre la fonction voméro-nasale et le « Flehmen », ce comportement décrit par Schneider (1930-1934) sur les Carnivores, les Equidés et surtout les Artiodactyles, par Poduschka (1968) chez un Insectivore (*Erinaceus europaeus*), par G. Mann (1961) en partie chez certains Chiroptères, et qui consiste, pour l'animal, à :

— s'immobiliser dans une attitude caractéristique après avoir flairé une source d'odeurs variées, mais souvent d'origine urinaire ou génitale,

— relever la tête et parfois la détourner sur le côté,

— entr'ouvrir la bouche,

— retourner la lèvre supérieure, en laissant fréquemment pendre l'inférieure.

Cette opinion semble sujette à caution tant qu'elle n'a pas été réellement démontrée puisque l'on sait que beaucoup d'animaux possédant des structures voméro-nasales bien développées ne pratiquent pas le « Flehmen ».

De plus si, comme le prétend Knappe, l'action de retrousser la lèvre supérieure est liée à une utilisation optimale de l'organe de Jacobson en agissant directement sur son ouverture, on comprend mal anatomiquement parlant, comment — au moins chez les Equidés et les Artiodactyles — cette contraction des peauciers du museau provoquerait un tel effet et surtout comment elle aurait le même effet chez des animaux dont la morphologie des communications est différente au point que chez les uns l'entrée du matériel à analyser se fait par les fosses nasales et chez les autres à partir de la cavité buccale.

Aux multiples hypothèses cherchant à expliquer le mécanisme se mêlent donc toutes celles soulevées à propos du rôle des structures voméro-nasales.

Cette multiplicité dans l'interprétation du « mode d'emploi » de l'organe de Jacobson doit nous faire admettre notre ignorance actuelle, rejeter toute généralisation, adopter un point de vue empirique dans notre approche du problème en considérant en même temps que toutes les solutions sont possibles : que cet appareil sensoriel a très bien pu, au cours de l'évolution, se spécialiser dans des fonctions diverses, voire sans rapport d'un animal à l'autre (comportement alimentaire, sexuel, reconnaissance de l'espèce, etc.), qu'il pourrait aussi cumuler plusieurs fonctions, jouer son rôle conjointement avec l'appareil olfactif (synergie ou complémentaire), faire même partie d'un comportement complexe au cours duquel plusieurs sens entreraient en jeu (vision et surtout gustation) ; ne pas éliminer non plus l'éventualité d'un rôle qui ne serait réellement qu'accessoire, secondaire.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

La structure microscopique de l'organe de Jacobson de notre Lémurien est proche de celle qu'on a pu décrire non seulement chez d'autres Mammifères mais aussi chez des Vertébrés inférieurs. Les formations voméro-nasales peuvent montrer d'importantes variations anatomiques d'un animal à l'autre, mais celles-ci sont liées à la disposition (communications, par exemple) ou au développement (extension du croissant épithélial sensoriel) d'éléments qu'on retrouve pratiquement inchangés à l'échelon cytologique.

Par contre, à comparer chez le Microcèbe, muqueuse voméro-nasale et muqueuse olfactive, nous avons observé des divergences histologiques assez nettes :

1) Répartition et colorabilité différentes des cellules dites de soutien (présence d'une zone anucléaire dans l'épithélium voméro-nasal).

2) Diamètre des noyaux des cellules sensorielles nettement supérieur dans l'organe de Jacobson, correspondant à une densité des récepteurs en surface plus faible que dans l'épithélium olfactif (Chapitre III).

3) Absence de granulations pigmentaires caractéristiques du tissu olfactif dans la muqueuse voméro-nasale (les traînées « mélaniques » trouvées dans la partie antérieure de l'organe ont l'aspect tout à fait différent des agrégats pigmentaires du revêtement cutané).

4) Variation dans la disposition et la réactivité histochimique des glandes.

5) Innervations indépendantes non identiques dans les deux cas (nerf voméro-nasal doublé probablement du nerf terminal dans le complexe jocobsonien).

Que ces particularités structurales soient propres à notre animal ou non, le Microcèbe possède un organe de Jacobson que toutes les observations quantitatives (Tableau 1) et qualitatives permettent de définir comme extrêmement bien développé.

Par conséquent chez certains Primates, au moins les inférieurs, les formations voméro-nasales, non seulement n'ont pas regressé mais ont conservé le développement qu'elles peuvent avoir chez d'autres Mammifères.

La ressemblance de la structure cartilagineuse et épithéliale de l'organe est à ce propos remarquable avec celle de certains Insectivores évolués (*Erinacoïdea*).

Du point de vue fonctionnel et comportemental, trois faits semblent capitaux :

1) La bivalence des communications voméro-nasales, dont l'anatomie exacte ne peut être définie que par des coupes sériées dans les 3 plans de l'espace, laisse le champ libre à une multitude de possibilités physiologiques.

2) Le mécanisme obligatoirement alternatif de l'organe conduit à supposer une analyse sensorielle préliminaire déclenchant l'intervention voméro-nasale par la mise en jeu du système végétatif des glandes et du tissu vasculaire érectile annexé aux récepteurs.

3) L'analyse sensorielle voméro-nasale ne peut être envisagée indépendamment du fonctionnement olfactif dans sa totalité.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ADRIAN (E. D.), 1954. — Synchronized discharges from the organ of Jacobson. *Proc. of the physiol. Soc.*, 126 : 28.

— 1955. — Synchronized activity in the vomero-nasal nerves with a note on the function of the organ of Jarobson. *Archiv. für die gesamte Physiologie*, 260 : 188-192.

BARONE (P.), LOMBARD (M.) et MORAND (M.), 1968. — Organe de Jacobson, nerf voméro-nasal et nerf terminal du chien. *Bull. Soc. Sci. Vet. et Méd. comparée, Lyon*, n° 3 : 257-270.

BROMAN (I.), 1920. — Das Organon vomero-nasal Jakobsonii ein Wassergeruchsorgan. *Anat. Hefte*, 58 : 137-192.

BROOKOVER (C.), 1914. — The nervus terminalis in Adult Man. *Journ. of comp. Neurol.*, 24 : 131-135.

BROOM, 1915. — On the organ of Jakobson and its relation in the Insectivora. *Proc. of the Zool. Soc. of London*, 13 : 157-347.

BRUNN (A. von), 1914. — Jakobsons organ and the respiratory mechanism of amphibians. *Gegenbaurs mosphol. Jahrb.*, 48 : 157-166.

CAJAL (Ramon Y.), 1911. — Histologie du Système nerveux de l'homme et des Vertébrés. Paris.

CHRISTIE LINDE (A.), 1914. — On the cartilago palatina and the organ of Jakobson in some Mammals. *Gegenbours morphol. Jahrb.*, 48 : 343-364.

CORDIER (R.), 1964. — Sensory cells. *In :* The Cell, edited by J. BRACHET and A. E. MIRSKY, New-York Academy : 313-386.

DELMAS (J. & A.), 1958. — Voies et centres nerveux. Masson, Paris.

DOLLKEN (A.), 1909. — Beiträge zur Entwicklung des Säugergehirns. IV. Ursprung und Centren des Nervus terminalis. *Monatschr. f. Psych. u. Neurol.*, 26 : 10.

ELOFF (F. C.), 1951. — On the organ of Jacobson and the nasal floor cartilage in the chondrocranium of *Galago senegalensis*. *Proc. of Zool. Soc. London*, t. 121, fasc. 3 : 651-655.

FRETS, 1914. — Die Nase der Primaten. *Morph. Jahrb.*, 48 : 239 ; 45 : 557.

GASTAUT (M.), 1952. — Corrélations entre le système nerveux végétatif et le système de la vie de relation dans le rhinencéphale. *J. Physiol., Paris*, 44 : 431-470.

GRATIOLET, 1845. — Recherches sur l'organe de Jacobson. Thèse Médecine.

HAMLIN (H. E.), 1929. — Working Mechanisms for the liquid and gaseous Intake and output of the Jacobson organ. *Amer. Physiol.*, 91 : 201-205.

HUBER and GUILD, 1913. — Observations on the peripheral distribution of the nervus terminalis in Mammalia. *Anat. Record*, 7 : 257-272.

JACOBSON, 1811. — Description anatomique d'un organe observé dans les Mammifères. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, 18 : 412.

JOHNSTON, 1913. — Nervus terminalis in Reptiles and Mammals. *Journ. of comp. Neurology*, 23 : 17.

KADOWAKI (S.), 1959. — On the nerve supply of the nasopalatine duct and the Jacobson's organ of Dog in the later fetal stage. *Arch. Hist. jap.*, V. 17, n° 3 : 437-458.

KERKHOFF (M.), 1924. — Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs. *Zeitschr. f. mikr. Anat. Forschung*, 1 : 621-638.

KNAPPE (H.), 1964. — Zur Funktion des Jacobsonschen Organs (Organon Vomeronasale Jacobsoni) *Der Zool. Garten*, N. F. 28 : 188-194.

KÖLLIKER (A.), 1877. — Über das Jakobsonsche Organ des Menschen. Grat. Schr. Würzhang on Rinneker, Leipzig.

KOLMER (W.), 1926. — Geruchsorgan. *In :* Handbuch der mikroskopische Anatomie des Menschen, Berlin, 1929, V. III : 192-249.

LARSELL (O.), 1950. — The nervus terminalis. *Ann. Oto-Rhino-Lar.*, 59 : 414-438.

MAC COTTER, 1912. — The connection of the vomero-nasal nerve with the accessory olfactory bulb in the Opossum and other Mammals. *Anat. Record*, 6 : 299.

MANN (G.), 1961. — Bulbus olfactorius Accessorius in Chiroptera. *J. Comp. Neur.*, 116 : 135-144.

MIHALKOWITCS, 1899. — Nasenhöhle und Jakobsonsches Organ, eine biologische Studie. *Anat. Hefte*, 11 : 1-108.

MOULTON & BEIDLER, 1967. — Structure and Function in the Peripheral olfactory System. *Physiological Reviews*, 47, n° 1 : 1-52.

NAULLEAU (G.), 1967. — Le comportement de predation chez *Vipera Aspis*. *Rev. Comp. Animal*, n° 2 : 41-96.

Source : MNHN, Paris

NEGUS (V.), 1956. — The organ of Jacobson. *J. Anat.*, 90 : 515-519.
— 1958. — The comparative Anatomy and Physiology of the Nose and Paranasal sinuses. Edinburgh : Livingstone.
PEARLMANN (S. J.), 1934. — Jacobson Organ. *Ann. of O.R.L.*, 43 : 739-768.
PEARSON (A. A.), 1941. — The developpment of the olfactory nerve, the nervus terminalis, and the vomeronasal nerve in Man. *Journ. Comp. Neur.*, 75 : 39-66.
PINKUS, 1894. — Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des *Protopterus annectens*. *Anat. Anz.*, 9 : 562-566.
PLANEL (H.), 1951. — Etude anatomique et physiologique sur les fosses nasales des Rongeurs. Thèse médecine Toulouse.
— 1953. — Etude sur la physiologie de l'organe de Jacobson. *Arch. Anat., Histol. et Embryol.*, 36.
PODUSCHKA (W.) und FIRBAS (W.), 1967. — Das Selbstbespeicheln des Igels, *Erinaceus europaeus* Linné, 1788, steht in Beziehung zur Funktion des Jacobsonschen Organes. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 33, 3 : 160-172.
ROMER (A. S.), 1949. — The Vertebrate body. Philadelphie & London, W. B. Saunders.
SCHELESWYCH & ROSEN, 1938. — *Endocrinology*, T. 23 : 58.
SCHNEIDER (K. M.), 1930. — Das Flehmen. *Zool. Garten*, 3 : 183-198.
SCHUMACHER, 1925. — Histologie der Luftwege und der Mundhöhle. *Handb. D. Mats, Nasen U. Ohrenheilk*, 1 : 318-320.
SEYMOUR (J. C.), 1953. — Ferens Institute. Middlesex Hospital-Medical School. London.
SISSON (G.) & GROSSMAN (I. D.), 1954. — The Anatomy of the Domestic Animals. Philadelphie, W. B. Saunders comp.
SLOME (D.), 1957. — Scientific Basic of Medecine Physiology of Nasal Circulation. London, Athlone Press.
STEPHAN (H.), 1965. — Der Bulbusolfactorius accessorius der Insektivoren und Primaten. *Acta Anatomica*, 62.
TUCKER (D.), 1963. — Olfactory, vomeronasal and trigeminal receptor responses to odorants. *In:* Olfaction and Taste, edited by Y. ZOTTERMAN, Oxford, Pergamon : 45-69.

Pierre André Impressions, 3 rue Leverrier, Paris (6e)
Dépôt légal : 4e trimestre 1970

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris